Variationen von Jussieua repens

mit besonderer Berücksichtigung

des bei der Wasserform vorkommenden Aerenchyms.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

philosophischen Fakultät der vereinigten Friedrichs-Universität

Halle-Wittenberg

eingereicht von

Gerschon Seliber

aus Russland.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Halle a. d. S.

Druck von Ehrhardt Karras.

1905.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548112_0186

Literatur-Verzeichnis.

1904. Boselli. Contributo allo studio dell' influenza dell' ambiente acqueo sulla forma e sulla strutture delle piante. Annali di Botanica vol. I fasc. 4.

1900. Brenner. Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. Dissertat. Basel auch Flora Bd. 87.

1886. Costantin. Sur les Feuilles aquatiques. Ann. d. sc. nat. Ser. 7. T. III.

1898. — Les végetaux et les milieux cosmiques.

1903. Eberhardt. Influence de l'air sec et de l'air humide sur la structure des plantes. Ann. d. sc. nat. ser. 8 t. XVIII.

1887. Dufour. Influence de la lumiére sur les feuilles. Ann. d. sc. nat. ser. 7 t. V.

1893. Goebel. Pflanzenbiologische Schilderungen II.

1898. — Ueber Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen.

1904. Haberlandt. Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl.

1895. Henslow. The origin of plant structures by self adaptation to the environment.

1904. Horn. Experimentelle Entwickelungsänderungen bei Achlya polyandra de Bary. Dissert. Halle auch Annales mycologici Bd. II.

1887. Jost. Ein Beitrag zur Kenntnis der Atmungsorgane der Pflanzen. Bot. Ztg. 1887.

1903. Klebs. Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen.

1886. Kohl. Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe.

1889. Kraus, G. Grundlinien zu einer Physiologie des Gerbstoffes.

1903. Küster. Pathologische Pflanzenanatomie.

1904. — Phytopathologie und pathologische Anatomie. Jahrbuch für Pflanzenkrankheiten Bd. V.

1893. Lothélier. Recherches sur les plantes à piquants Revue Gén. de Bot. V.

1866. Martins. Sur les racines aérifères (ou vessies natatoires) des espéces aquatiques du genre Jussieua. Mem. Acad. d. sc. de Montpellier.

1902. Massart. L'accomodation individuelle chez polygonum amphibium. Bullet. du jardin Bot. à Bruxelles Vol. 1.

1904. Pfeffer. Pflanzenphysiologie Bd. II. 2. Aufl.

1870. Rauwenhoff. Des plantes croissant dans l'obscurité. Ann. d. sc. nat. ser. 6 t. V.

1888. Scott and Wager. On the floating Roots of Sesbania aculeata. Annals of Botany Vol. 1.

1889. Schenck. Ueber das Aerenchym, ein dem Kork homologes Gewebe. Pringsh. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. XX.

1879. Stapf. Beiträge zur Kenntn. geänd. Vegetationsbeding. auf die Formbild. der Pflanzenorg. Verhandl. der Zoolog. Bot. Ges. zu Wien Bd. XXVIII.

1880. Tschirsch. Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilatlonsorgane zu Klima und Standort mit specieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparats Linnaea. Bd. XLIII Neue Folge Bd. IX.

1883. Tschaplowitz. Giebt es ein Transspirationsoptimum? Bot. Ztg. 1883.

1898. Tubeuf.[1]) Ueber Lenticellenwucherungen (Aerenchym) an Holzgewächsen. Forstlich-naturwissenschaftliche Zeitschr. 1898.

1897. Tittmann. Beobachtungen über Bildung und Regeneration d. Periderms, d. Epidermis, des Wachsüberzuges u. d. Cuticula einiger Gewächse. Pringsh. Jahrb. f. Wiss. Bot. 1897 Bd. XXX.

1884. Volkens. Zur Kenntniss der Beziehungen zwischen Standort und anatomischen Bau. Jahrb. des Königl. Bot. Gart. Berlin Bd. III.

1900. Westermayer. Zur Kenntniss der Pneumatophoren.

1865. Weiss. Untersuchungen über die Grössen- und Zahlenverhältnisse der Spaltöffnungen. Pringsh. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. IV 1865—1866.

1898. Wieler. Die Funktion der Pneumathoden und des Aerenchyms. Pringsh. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. XXXII.

1898. v. Wisselingh. Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der Fungi. Jahrb. f. w. Bot. XXXI.

1898. Wollny. Untersuchungen über den Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf das Wachstum der Pflanzen. Dissert. Halle auch Forsch. auf d. Geb. der Agrikulturphysik Bd. XX.

[1]) Im Text nicht erwähnt.

Die Frage über die Einwirkung der mit Klima und Standort zusammenhängenden äusseren Bedingungen auf die Struktur der Pflanzen hat schon viele Botaniker interessiert, und es existiert darüber bereits eine ganz umfangreiche Literatur. Zuerst durch vergleichend-anatomische und pflanzengeographische Studien angeregt, wurde die Frage auch später experimentell in Angriff genommen.

Die experimentellen Untersuchungen haben zum Ziel, aus dem Komplex der Bedingungen, die Klima und Standort schaffen, diejenigen herauszufinden, auf welche die eine oder die andere Modifikation der Pflanzenform oder Struktur ursächlich zurückzuführen ist. Als Hauptfaktoren des Klimas oder Standorts können Wärme, Lichtintensität, Luft und Bodenfeuchtigkeit, chemische und physikalische Bodenbeschaffenheit angesehen werden. Aufgabe der experimentellen Forschung ist es, die Wirkung jedes einzelnen Faktors bei Eliminierung aller anderen zu ermitteln, sowie die Wirkung verschiedener Kombinationen dieser Faktoren herauszufinden.

Einer idealen Lösung dieser Aufgabe stehen freilich unüberwindliche technische Schwierigkeiten im Wege. In vielen Fällen wird man sich begnügen müssen, die Wirkung gewisser Faktorengruppen annäherungsweise zu erkennen.

Die nachfolgende Arbeit soll zu den oben gestellten Fragen einige neue Beiträge bringen. Wir wollen versuchen einige Lücken in der vorliegenden Literatur zu füllen und durch konsequente Durchführung der Experimente die Wirkung der einzelnen Faktoren möglichst zu präzisieren. Als Versuchspflanze benutzen wir Jussieua repens, deren Abhängigkeit von Luft- und Bodenfeuchtigkeit und Lichtgenuss wir feststellen wollen. —

Von einer Wiedergabe der Literatur darf ich hier absehen, da bereits von Kohl, Henslow, Costantin, Schimper und Küster[1]) ausführliche Verzeichnisse geliefert wurden. —

Wird eine mehr oder minder plastische Pflanze in verschiedenen Medien kultiviert, so entstehen verschiedene Formen, sogenannte „individuelle Anpassungsformen“ (Massarts „accomodation individuelle“). Da es nicht berechtigt sein dürfte, den Medienwirkungen von vornherein irgend welche Wirkung in der Ausbildung der sogenannten konstanten Merkmale abzusprechen, wollen wir lieber von Variationsformen der Pflanzen sprechen. Es ist hier nicht der Ort, diese Frage, die bei Göbel (1898 p. 17), Henslow (1895) und Klebs (1903) ihre Begründung gefunden hat, näher zu erörtern; wir begnügen uns mit dem Hinweis auf die Arbeiten dieser Autoren. —

Um die verschiedenen Variationsformen von Jus. rep. zu erhalten, wurden Stecklinge von dieser Pflanze in verschiedenen Stellen des Botanischen Gartens zu Halle ausgepflanzt; alle Versuchspflanzen stammen von zwei Stecklingen aus dem botanischen Garten in München, so dass wir es durchweg mit Variationen einer elementaren Art im Sinne von Jordan und de Vries zu tun haben. Wir geben zunächst eine Beschreibung der Standorte, an welchen die verschiedenen Variationsformen kultiviert wurden und wir wollen dabei die Pflanzenformen nach ihren Standorten kurz benennen.

1. **Warmbassin** (20—25° C). Stecklinge in Erde unter Wasser, im Juni eingepflanzt, zuerst schwach geheizt. Pflanze meist schwimmend; im August und September auch herausragende Zweige. Intensive Beleuchtung. Bassin frei im Garten.

2. **Gartenbassin.** Pflanzen in Erde unter Wasser eingepflanzt; nicht geheizt; Pflanzen meist schwimmend; im August und September herausragende Zweige. Intensive Beleuchtung. Temperatur im Juli und August ungefähr so wie im Warmbassin.

3. **Untergetaucht.** Töpfe von im Gewächshaus gezogenen Pflanzen in ein Bassin (1 m tief) Anfang August gestellt.

[1]) Es soll noch an dieser Stelle auf die im Literatur-Verzeichnis nicht erwähnten Untersuchungen von G. Bonnier, die in Rev. Gen. de Bot. und Ann. d. Sc. Nat. veröffentlicht sind, aufmerksam gemacht werden.

4. **Herausragende Pflanzen.** Herausragende Teile der Wasserpflanzen von Warm- und Gartenbassin. Das Herausragen beginnt Anfang August; Beleuchtung noch verhältnismässig intensiv.

5. **Trockenbeet.** Stecklinge im Juni eingepflanzt; Beet nicht begossen; intensive Beleuchtung. Pflanzen plagiotrop.

6. **Feuchtbeet.** Stecklinge von der Land- und Wasserform Ende Juli eingepflanzt; Beet begossen; verhältnismässig intensive Beleuchtung. Pflanzen plagiotrop.

7. **Viktoriahaus.** Töpfe von den im Gewächshaus gezogenen Pflanzen Anfang August ins Viktoriahaus gestellt. Intensive Beleuchtung und verhältnismässig feuchte Luft.

8. **Schattenpflanzen.** Töpfe mit im Gewächshaus gezogenen Kulturen in Schatten gestellt; einige Pflanzen in Beete im Schatten ausgeflanzt. Für genügende Feuchtigkeit gesorgt.

9. **Landpflanzen.** Töpfe in normaler Luft; für Feuchtigkeit gesorgt.

10. **Trockenpflanzen.** Töpfe von den im Gewächshaus gezogenen Pflanzen, frei im Garten gestellt, nicht feucht.

11. **Winterpflanzen.** Im Gewächshaus im Winter gezogen. a) feucht im Gewächshaus oft begossen. b) trocken in der Trockenabteilung des Gewächshauses. c) sehr feucht unter einer Glocke mit Fliesspapier, das in Wasser taucht; d) untergetaucht in einem Glaszylinder unter Wasser.

Bei der Vergleichung der verschiedenen Formen wird uns zunächst die äussere Morphologie des Stengels und der Blätter, dann ihre anatomischen Unterschiede, beschäftigen, diesen soll die Beschreibung der Wurzelformen, die bei der Wasserform sehr mannigfaltig sind, und unter welchen sich auch die sogenannte „aerotropischen“ Wurzeln befinden, folgen; im Anschluss an die Schilderung der Wurzeln wollen wir die anatomischen Charaktere des Stengelaerenchyms behandeln; ferner sollen einige Angaben über die Bedingungen der Aerenchymbildung sowie über den negativen Geotropismus oder Aerotropismns der Luftwurzeln gemacht werden. Zum Studium des Aerenchyms hatte ich ausser J. rep. noch Jus. californica und Jus. salicifolia zur Verfügung.

Den Schilderungen der Versuchsergebnisse schicken wir einige Daten über die systematische Stellung und die geographische Verbreitung unserer Versuchspflanze voraus. —

Jus. rep. gehört zu den Onagraceen und hat nach Schenk (1889) eine ausserordentliche weite Verbreitung in allen wärmeren Ländern; nach Martins (1866) ist die Grenze ihrer Verbreitung 35° nördlich und südlich

vom Äquator; sie wächst in sumpfigen Tümpeln, an Flussufern und verbreitet sich rasch auf vegetativem Wege wie durch Samen.

Das, was Martins unter Jus. rep. versteht, wird wahrscheinlich eine Sammelspecies sein: nach der Form der Blätter (Länge und Breite der Blätter) und der Länge der Wurzeln unterscheidet sich die von mir untersuchte Jus. Form nicht unerheblich von der von Martins beschriebenen.

Die Untersuchungen, deren Ergebnisse die nachfolgenden Blätter behandeln, wurden im Botanischen Institut zu Halle auf Anregung von Herrn Prof. Klebs ausgeführt. Für seine Anleitung und liebenswürdige Unterstützung bin ich meinem hochverehrten Lehrer aufrichtig dankbar. Ebenso bin ich Herrn Privatdozenten Dr. E. Küster, welcher mir in vieler Beziehung zur Seite gestanden hat, zu Danke verpflichtet.

I. Äussere Morphologie.

Betrachten wir die in den Abbildungen[1]) (Taf. 1—3) wiedergegebenen Habitusbilder der verschiedenen Formen, so fällt uns ohne weiteres der Unterschied in der Form der Blätter, und der Länge der Internodien auf; daneben macht sich eig Unterschied in der Behaarung bemerkbar.

Über die Länge der Internodien gibt folgende Tabelle Aufschluss.

Tabelle I.

Durchnittliche Internodienlänge in mm.

	Warmbassin gemessen Anfang August	Gartenbassin gemessen Ende Septbr.	Warmbassin gemessen Ende Septbr.	Untergetaucht gemessen Ende Septbr.	Victoriahaus gemessen Ende Septbr.	Feuchtbeet gemessen Ende September	
						Steckl. von der Luftpfl.	Steckl. von der Wasserpfl.
Zahl der Pflanzen	17	40	10	12	8	4	10
Zahl d. Internodien	443	1008	319	387	166	123	312
Internodienlänge	52	48	31	26	23	21	25
Dicke	—	6—7	6	—	—	4	4—5

	Schattenpflanze	Herausragend	Trockenbeet	Winterpflanze
Zahl der Pflanzen	9	5	10	3
Zahl der Internodien	193	119	532	95
Internodienlänge	19	17	11	8
Dicke	3,5	—	3	1—2

[1]) Die Abbildungen und die Figuren sind nach der Natur und nach mikroskopischen Präparaten von Frau E. Rostowzew gezeichnet; es ist für mich eine angenehme Pflicht, Frau Rostowzew auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Vergleichen wir alle im Sommer gewachsenen Formen auf ihre Internodienlänge, so sehen wir, dass die Wasserpflanzen vom Warmbassin, also die in freier Natur bei intensivem Lichte gewachsenen Pflanzen, die längsten Internodien zeigen. Die kürzesten Internodien finden wir bei der Pflanze, die auf dem Trockenbeet erwachsen ist. Da beide in ihrem Habitus so verschiedenen Exemplare unter gleichen Lichtverhältnissen gross geworden sind, wird die Ursache ihrer unterschiedlichen Entwicklung der Internodien auf die ungleiche Wasserversorgung der Pflanzen zurückzuführen sein.

Nun darf freilich die Internodienlänge an sich nicht unmittelbar zum Massstab der Wachstumsschnelligkeit gemacht werden, bevor wir nicht der Internodienzahl gleich alter Stengelstücke Rechnung getragen haben. In der Tat bilden Trockenpflanzen wie wir aus Eberhardts (1903) Mitteilungen sehen, mehr Internodien[1]) als solche von feuchten Lokalitäten. In unseren Fällen jedoch ist gleichwohl die Wachstumsschnelligkeit am grössten bei denjenigen Exemplaren, welche die längsten Internodien aufweisen, ohne dass jene der Internodienlänge proportional wäre.

Zweitens ist zu untersuchen, wie die Intensität der Beleuchtung auf die Streckung der Internodien wirkt. Wie allgemein angenommen wird (Pfeffer II 1901 p. 108), wirkt Licht hemmend auf das Längenwachstum. Dafür sprechen auch meine Versuche mit Jus. rep., insbesondere Vergleiche etiolierter mit gewöhnlichen Pflanzen. Die Experimente lieferten folgende Zahlen:

Landpflanzen. Versuch im Gewächshaus im Wasser.

(Dauer des Versuchs 15./VI.—26./VI.)

a) Im Licht.

Pflanze mit Blättern.		Entblätterte Pflanze.		Pflanze invers.	
Anfang des Versuchs	78 mm Dif.	83 mm	Dif.	130 mm	Dif.
Ende „ „	301 „ 223	168 „	85	158 „	28

b) Im Dunkeln.

Pflanze mit Blättern.		Entblätterte Pflanze.		Pflanze invers.	
Anfang des Versuchs	75 mm Dif.	79 mm	Dif.	115 mm	Dif.
Ende „ „	421 „ 356	233 „	154	152 „	37

[1]) Vielleicht ist die Vermehrung der Internodien an Trockenpflanzen ursächlich auf irgend welche Transpirationsverhältnisse zurückzuführen.

Wasserpflanzen. Versuch im Bassin im Freien.

Dauer des Versuchs 31./VII.—7./VIII.)

	a) Im Licht.		b) Im Dunkeln.	
Anfang des Versuchs	365 mm	Dif.	326 mm	Dif.
Ende „ „	465 „	100	590 „	264

Nachdem wir oben Pflanzen beschrieben haben, die trotz gleicher Lichtverhältnisse ungleich lange Internodien aufwiesen, treffen wir jetzt auf Pflanzen, deren Kultur sich im wesentlichen nur in den Lichtverhältnissen unterscheidet:

Vergleichen wir zunächst die Schattenpflanzen, die Exemplare vom Victoriahaus und die vom Feuchtbeet, so finden wir bei den Pflanzen, die unter intensiver Beleuchtung erwachsen sind, (Victoriahaus Internodienl. 23 mm Feuchtbeet 21 und 25 mm) längere Internodien als an Pflanzen, die bei schwachem Lichte (Schattenpflanzen 19 mm) kultiviert waren; auch zeigen die herausragenden Zweige, die bei gleicher Lichtintensität wie die schwimmenden Wasserpflanzen sich entwickelt hatten, kürzere Internodien als diese. Wir dürfen hiernach nicht ohne weiteres intensive Beleuchtung als wachstumhemmenden Faktor bezeichnen.

Wohl erscheint das Wachstum bei Vergleich von Licht- und Dunkelkulturen bei ersteren gehemmt. Bei Vergleich der Wirkung verschiedener Lichtintensitäten lässt sich aber eine Förderung der im hellen Licht erwachsenen Pflanzen konstatieren, die auf die Assimilationsleistungen der Pflanzen und hiernach auf ihre bessere Ernährung zurückzuführen sein dürfte. Daneben darf aber nicht vergessen werden, dass ungleiche Belichtung ungleiche Feuchtigkeitsverhältnisse für die Versuchspflanzen schafft. Darnach wird bei Beurteilung der Lichtwirkung immer der das Längenwachstum hemmende Einfluss der Trockenheit in Rücksicht zu ziehen sein. Dafür[1]) spricht auch die Beobachtung, dass untergetauchte Pflanzen, die im August ins Bassin gestellt waren (also schon bei nicht so günstigen Beleuchtungsverhältnissen, wie im Juni und Juli), sowie die Pflanzen vom Wasserbassin, die Ende September zur Untersuchung kamen, (es wurden dabei nicht zu alte Internodien gemessen), eine viel kleinere Mittelzahl für die Internodienlänge ergaben, als bei den Wasserpflanzen im Sommer;

[1]) Für die fördernde Wirkung des Lichtes auf das Längenwachstum.

jedenfalls ist die Internodienlänge bei diesen grösser als bei den Landpflanzen. Ausserdem ist darauf hinzuweisen, dass die Winterpflanzen eine geringe Internodienlänge zeigen, was vermutlich auf die ungünstigen Beleuchtungsverhältnisse zurückzuführen ist. — Auf die Wirkung der Wärme sind wir hier nicht eingegangen, da bei den in Vergleich gezogenen Kulturen keine nennenswerte Temperaturunterschiede vorlagen.

Fassen wir unsere bisherigen Ergebnisse zusammen, so kommen wir zu dem Schlusse, dass Lufttrockenheit wenn sie mit Bodentrockenheit verbunden ist, die Streckung der Internodien hemmt (Trockenbeet 11 mm Warmbassin 52 mm Gartenbassin 48 mm). Der Satz über die hemmende Wirkung des Lichtes behält seine Geltung wenn wir Licht mit Dunkelheit vergleichen; haben wir es mit verschiedenen Lichtintensitäten bei gleicher Feuchtigkeit zu tun, so scheint eher das Gegenteil zutreffend zu sein. —

Was die Dicke des Stengels anbetrifft, so finden wir bei der Wasserform die stärksten Triebe. Ihre verhältnismässig starke Dicke, wird wohl wie später aus den histologischen Mitteilungen hervorgehen wird, auf die Entwicklung geräumiger Luftintercelluraren im Rindenparenchym zurückzuführen sein. Übrigens zeigen die Wasserstengel nicht überall dieselbe Dicke, vielmehr sind die untersten Teile, also diejenigen, welche in grösserer Tiefe erwachsen sind, bedeutend dünner; die Erscheinung wird darin ihre Erklärung finden, dass unter dem Wasserspiegel die Blätter nur geringe Entwicklung erfahren; später wenn der Spross die Wasseroberfläche erreicht hat, entwickeln sich kräftigere Blätter mit zahlreichen Spaltöffnungen, die eine gute Luftversorgung und damit auch eine bessere Ernährung der Pflanze ermöglichen. — Die Stengel der Landpflanzen sind im allgemeinen dünner, doch zeigen Pflanzen, die von Stecklingen der Wasserpflanzen stammen eine grössere Dicke als die von Landpflanzenstecklingen (s. Tabelle Feuchtbeet), wir haben es hier mit einer Art Nachwirkungserscheinung zu tun; die Intercelluraren werden zunächst noch nicht sonderlich reduziert, erst nach längerer Zeit nimmt ihre Grösse ab. Ähnlich wie Wasser wirkt auch relativ grosse Feuchtigkeit begünstigend auf die Dicke des Stengels. Die geringe Dicke der Winterpflanzen wird auf die geringe Assimilationsfähigkeit wie die schwache Entwicklung der Blätter dieser Form zurückzuführen sein.

Prüfen wir schliesslich noch den Stengel auf seine Lage, so finden wir bei den verschiedenen Land- und Wasserformen von Jus. rep. sowohl plagiotrope wie orthotrope Stengel. Kultivieren wir die Pflanze in der Sonne im Wasser, so entstehen plagiotrope Stengel mit aufrecht wachsenden Seitenzweigen, welche die Oberfläche des Wassers erreichen und auf ihr schwimmend weiterwachsend. Kultivieren wir die Pflanze im Schatten (in Erde oder Wasser) oder bei mässigem Lichte, so entstehen nur orthotrope Stengel. In Erde gepflanzte Exemplare, (Trocken- oder Feuchtbeet) treiben bei intensiver Sonnenbelichtung plagiotrope Sprossen. Betreffend den Habitus der Wasserpflanzen ist noch zu bemerken, dass gegen Anfang August fast alle Pflanzen in Wasser- und Gartenbassin aufrecht zu wachsen anfangen, und die aufrechtwachsenden Teile die charakteristische Form der Landpflanzen annehmen (wir haben die Form früher als „herausragend" bezeichnet): die Blätter sind lanzettförmig, Stengel und Blätter behaart. Welcher Wirkung diese Aufwärtskrümmung zuzuschreiben sei, ist nicht leicht zu entscheiden; vielleicht hängt sie mit der kühleren Witterung und grösseren Feuchtigkeit seit Anfang August zusammen, vielleicht ist sie auf die dichtere Lagerung der Pflanzen zurückzuführen; dafür spricht, dass einige Pflanzen, für deren Ausbreitung genügend Platz geblieben war, plagiotrop weiter wuchsen; andererseits ist zu beachten, dass aufrecht gekrümmte Pflanzen auch dann, wenn sie in ein geräumiges Bassin versetzt werden, und zunächst orthotrop weiterwachsen.[1]) Die gleichen Wachstumserscheinungen finden sich auch an wild wachsenden Exemplaren; Schenck schildert den Habitus der Pflanze folgendermassen: „Die krautigen Stengel kriechen auf dem Boden von Tümpeln und entsenden nach oben flottierende Triebe, die mit ihren oberen Teilen samt den in den Blattachsen entspringenden Laubtrieben über das Wasser sich erheben" (1889, p. 537.) Hiernach liegt es nahe, in der Lichtintensität und Lufttrockenheit die Faktoren zu sehen, welche die orthotrope oder plagiotrope Lage des Stengels bestimmen; meine Versuche, diese Frage zu lösen, führten zu keinem entscheidenden Resultate, doch sollen die Ergebnisse hier kurz mitgeteilt werden.

[1]) Die Versuche mussten abgebrochen werden; es liess sich daher nicht feststellen, ob die orthotrope Haltung der Sprosse dauernd beibehalten geblieben wäre.

a) Versuche mit plagiotropen Stengeln.

Um zu prüfen inwieweit das Licht von Einfluss ist, wurden einige Spitzen der im Wasserbassin wachsenden Pflanzen verdunkelt, die andern dagegen hell unter einer Glocke gelassen. Es wurden vier Versuche angestellt. 1. hell und feucht (unter der Glocke befand sich ein Gefäss mit Wasser; das Fliesspapier, das einen Teil der Glocke innen auskleidete tauchte in Wasser), 2. hell und verhältnismässig trocken (Spitze unter einer Glasglocke), 3. dunkel und feucht (Glocke verdunkelt mit einem Gefäss mit Wasser und mit Fliesspapier wie bei 1, 4. dunkel verhältnismässig trocken, Glocke verdunkelt. Bei diesen Versuchen zeigten die verdunkelten Pflanzen, wie zu erwarten war, nach einigen Tagen eine Krümmung, die Spitzen der beleuchtenden Pflanzen fuhren fort weiter horizontal zu wachsen.

Versetzt man einen horizontalen Trieb der Wasserpflanze in Erde an schattigem Standort, so wächst er orthotrop, in der Sonne wird er plagiotrop (dabei bewurzelt sich oft die Pflanze mit den der Erde aufliegenden Knoten). In Wasser wachsen die plagiotropen Triebe aufrecht, bis sie die Oberfläche des Wassers erreichen, dann aber wachsen sie plagiotrop weiter (Ausnahme: die schon geschilderten aufrechtwachsenden Triebe im August).

Wird eine Spitze der Wasserpflanze auf der Wasseroberfläche verdunkelt, so krümmt sich die Spitze und wächst aus dem Wasser heraus.

b) Versuche mit den orthotropen Trieben.

Bei Kultur in Wasser und an der Sonne verhalten sich die Triebe der Landpflanzen wie die plagiotropen der Wasserexemplare, und nach verhältnismässig kurzer Zeit verwandelt sie sich in eine typische Wasserpflanze. Wird ein orthotroper Trieb in die Erde verpflanzt, so wird er bei intensiver Beleuchtung plagiotrop und bewurzelt sich oft, wie oben mitgeteilt. Untergetaucht wachsen sie orthotrop bis sie die Wasseroberfläche erreichen;[1]) das weitere Wachstum hängt von der Lichtintensität ab. Bei starker Beleuchtung wachsen sie plagiotrop an der Wasseroberfläche, bei schwacher orthotrop weiter. Einen orthotropen Trieb in einen plagiotropen bei schwachem Licht oder bei Dunkelheit zu verwandeln, ist mir nicht gelungen, obwohl die

[1]) Ähnliches hat Klebs (1903 S. 93) bei Glechoma hederacea beobachtet.

Versuchspflanzen dabei einem ziemlich hohen Grade von Lufttrockenheit (30—40% relativer Feuchtigkeit) ausgesetzt wurden.

Unsere bisherigen Ergebnisse lassen sich folgendermassen zusammenfassen:

1. Bei hellem Lichte bilden die Pflanzen der Regel nach plagiotrope Triebe.

2. Bei schwachem Lichte sind die Hauptsprossen durchweg orthotrop. Dieselbe Wachstumweise findet sich bei den im Dunkeln erzogenen und den im Wasser untergetauchten Exemplaren, — so lange diese den Wasserspiegel nicht erreichen. Über dem Wasser werden die Pflanzen bei hellem Licht plagiotrop, wie es auch sub 1 bereits angegeben wurde, bei schwachen wachsen sie weiter orthotrop.

Ob die Lichtwirkung allein für die Wachstumsrichtung der Triebe bestimmend ist, oder die Wirkung der Lufttrockenheit dabei auch in Betracht

Tabelle II.

Grössenverhältnisse der Blätter in mm. Blattoberfläche in □mm.

	Trockenbeet	Feuchtbeet		Victoriahaus	Schattenpflanze	Herausragend	Übergangsblätter[1])	Wasserpfl. Warm- u. Gartenbassin	Winterblätter	
		Steckl. v. einer Landpfl.	Steckl. v. einer Wasserpflanze						feucht	trocken
Zahl d. untersuchten Pfl. .	12	5	10	3	9	22	7	59		
Zahl d. untersuchten Bl. .	203	98	163	29	101	174	38	710		
Blattoberfl. .	628,0	1099,0	1547,76	2213,7	2260,8	3692,64	3391,2	2967,30	285,74	775,58
Länge . . .	20	25	38	47	40	56	54	45	13	19
Breite . . .	10	14	18	15	18	21	20	21	7	13
Verhältnis der Br. z. Länge L. 100 Br. .	50	56	47	31	45	37	36	44	54	68
Stiel . . .	6	10	15	13	12	14	17	18	7	7
Verhältnis des Stiel. z. Blattlänge Bl. L. 100 St. . .	30	40	39	27	30	25	31	40	54	31

[1]) Als Übergangsblätter bezeichne ich solche, die auf Pflanzen mit herausragenden Zweigen weder zu den Wasserblättern noch zu den herausragenden gerechnet werden können.

kommt, lässt sich nicht entscheiden, da bei einer intensiven Lichtwirkung die Lufttrockenheit ein schwer zu eliminierender Faktor ist. Unaufgeklärt bleiben die Gründe, welche viele meiner Wasserpflanzen im August zum Aufrichten ihrer bisher plagiotropen Zweige veranlassten.

Die Blätter.

Tabelle II.

Was die Ausbildung der Blätter unter ungleichen Kulturbedingungen betrifft, so ersehen wir aus der beigefügten Tabelle, dass die Wasserblätter die längsten Stiele haben, sowohl in absoluter Grösse, als auch im Verhältnis zur ganzen Blattlänge; den kleinsten Stiel der absoluten Grösse nach haben die Pflanzen vom Trockenbeet (trockene Luft und verhältnismässig trockener Boden); das Verhältnis von Stiel und Blattlänge ist bei fast allen Landformen das gleiche (25 (27, 30):100); nur die Pflanzen vom Feuchtbeet zeigen längere Stiele; verhältnismässig kurze Stiele haben die Winterblätter der Trockenpflanzen. Wir dürfen also folgern, dass das Wasser, resp. die Feuchtigkeit das Längenwachstum des Blattstieles begünstigt.

Auf den Unterschied in der Internodienlänge und in der Länge des Blattstieles zwischen Land- und Wasserformen bei andern amphibischen Pflanzen hat bereits Goebel (II 1893, p. 229) aufmerksam gemacht.

Die Blattform variiert innerhalb verhältnismässig weiter Grenzen. Bei der Wasserpflanze (Taf. 1) haben wir fast herzförmige Blätter (Verhältnis von Breite zur Länge 44 : 100). Unter dem Einfluss trockener Luft entstehen Blätter, deren Länge im Verhältnis zur Breite stark gefördert erscheint (Verhältnis von Bt. z. L. 37 : 100) (vergl. Taf. 2a); an herausragenden Sprossteilen der im Wasser wurzelnden Pflanzen entstehen gestreckt eliptische, fast lanzettförmige Blätter. Bei trocken gehaltenen landbewohnenden Formen erscheinen wieder Übergänge zur Herzform (Taf. 2b) (Verhältnis von Bt. z. L. 50 : 100).

Vergleichen wir die Blattoberfläche aller genannten Pflanzenformen — der Einfachheit wegen wollen wir bei der Berechnung annehmen, dass alle Blätter Ellipsenform haben — so konstatieren wir für die Blätter vom Trockenbeet die kleinste Oberfläche, ihnen am nächsten kommen die Blätter

vom Feuchtbeet, hierauf die vom Viktoriahaus und von den Schattenpflanzen. Ihr Maximum erreicht die Blattoberfläche bei den herausragenden Pflanzen geringer fällt sie bei dem Übergangs- und Wasserblättern aus; bei völlig untergetauchten Blättern[1]) konstatieren wir eine weitere bedeutende Reduktion.

Wir wollen hiernach zu ermitteln suchen, welchen von den für uns in Betracht kommenden Faktoren eine Wirkung auf die Blattoberflächenvergrösserung zugeschrieben werden kann.

Dufour (1887 p. 351) hat darauf hingewiesen, dass das Licht fördernd auf das Wachstum in allen Richtungen, also auch auf die Oberflächenvergrösserung der Blätter wirkt. Dafür spricht in der Tat ein Vergleich der herausragenden und Wasserblätter mit den Schattenblättern, für welche ein grosser Unterschied in der Beleuchtungsintensität in Betracht kommt: die ersteren haben eine viel grössere Oberfläche als diese. Auch sind die Winterblätter viel kleiner als die Blätter der Sommerpflanzen, wobei ebenfalls die Reduktion der Blattgrösse auf schwächere Belichtung zurückzuführen sein wird.

Neben der Wirkung des Lichtes sind aber noch andere Faktoren zu berücksichtigen, von allem der Feuchtigkeitsgehalt der Luft. Bei den untergetauchten Blättern konstatieren wir die geringste Oberfläche, grössere Blätter finden wir bei Wasserpflanzen (Blätter bei verhältnissmässig feuchter Luft), hiernach bei den Übergangsblättern und den herausragenden Trieben. Je geringer der Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung, desto grösser fallen also die Blätter aus. Nimmt aber die Luftfeuchtigkeit über ein bestimmtes Mass hinaus ab, so tritt eine Reduktion der Blattoberfläche ein (z. B. Blätter vom Feucht- und Trockenbeet). Anstatt allgemein der Luftfeuchtigkeit einen hemmenden oder fördernden Einfluss auf das Wachstum der Blätter zuzuschreiben, wollen wir vielmehr ein Optimum in der Wirkung der Luftfeuchtigkeit annehmen, bei dem die Blätter am grössten ausfallen; oberhalb und unterhalb des Optimalpunktes werden Blätter von geringeren Dimensionen gebildet. Zum Ausdruck kommt die Abhängigkeit des Blattwachstums vom Feuchtigkeitsgehalt der Luft selbstverständlich nur bei gleicher Lichtintensität. Überdies ist zu bemerken, dass der Optimalpunkt der Luftfeuchtigkeit bei ungleichen Belichtungsverhältnissen verschieden hoch liegt.

[1]) Infolge Mangels an Material habe ich an Pflanzen der letzten Art keine eingehende Statistik anstellen können.

Wollen wir die geschilderten Wachstumsreaktionen der Pflanze mit den Transpirationsverhältnissen in Beziehung bringen, so können wir mit Tschaplowitz (1883) annehmen, dass für die Pflanze ein Transpirationsoptimum bestehen muss, „bei welchem die Pflanze ihre Funktionen am intensivsten vollzieht, während die Entwickelung derselben eine entsprechende Einbusse erfährt, wenn das Optimum überschritten wird oder die Transpiration unterhalb desselben verbleibt. Hiernach würde für die Wirkungen der Luftfeuchtigkeit dasselbe Gesetz, nämlich des Minimums, Optimums und Maximums bestehen, wie für die übrigen Wachstumsfaktoren.“ (Citiert nach Wollny 1898 p. 9.)

Bodentrockenheit, (insofern sie nicht mit Lufttrockenheit verbunden ist), wirkt leicht hemmend auf die Entwickelung der Pflanzen im allgemeinen und das Wachstum des Blattes im besonderen.

Unter den weiteren Merkmalen, die das Äussere aller unserer Formen charakterisieren, nennen wir an erster Stelle die Behaarung. Die Blätter resp. Stengel der Wasserform sind im allgemeinen kahl und nur an denjenigen Stellen, die nicht ganz vom Wasser bedeckt sind, schwach behaart. Die Pflanzen, die bei einer mässigen Lufttrockenheit erwachsen sind, (Land- und herausragende Pflanzen) sind reichlich behaart; dagegen zeigt sich bei den trockener kultivierten Formen wieder eine geringere Behaarung, die Pflanze vom Trockenbeet zeigt von den Trockenpflanzen am wenigsten Haare, ihr Stengel ist behaart, aber die Haare sind weniger zahlreich und nicht so kräftig wie bei der Landform und bei der herausragenden Pflanze. Dasselbe gilt für die Winterblätter: Blätter, die im Gewächshaus in feuchter Luft erwachsen sind, haben keine Haare. Blätter von der Trockenform sind behaart; eine Kultur die bei zunehmender Trockenheit die Zahl der Haare abnehmen lässt, haben wir unter den Winterpflanzen nicht, da keine entsprechenden Versuche angestellt wurden.

An Gewächshauskulturen lässt sich während des Winters beobachten, dass die Behaarung allmählich schwindet: Pflanzen vom Kalthaus, die stark behaart waren, zeigten auf den nachher im Gewächshaus entstandenen Teilen keine Haare.

Ein weiteres Merkmal, das die Trockenblätter charakterisiert, ist ihr schwach gezähnter Blattrand; Wasserblätter und Blätter in feuchter Luft (Winterblätter) sind durchaus ganzrandig, die Blätter von allen Landformen und von der herausragenden Pflanze erwiesen sich unter dem Mikroskop gezähnt.

II. Anatomie.

Bei der nachfolgenden Vergleichung der anatomischen Struktur wollen wir zunächst den Bau der Blätter, insbesondere der Epidermis behandeln uud die Verteilung der Spaltöffnungen eingehend prüfen. —

Die Verteilung der Spaltöffnungen auf Pflanzen, die von verschiedenen Standorten kommen, ist schon von vielen Autoren studiert worden.

Die Frage nach der Wirkung äusserer Bedingungen auf die Bildung von Spaltöffnungen ist nach Küster (1903 p. 45) eine der ersten aus dem Gebiet der pathologischen Anatomie, die experimentell in Angriff genommen worden ist. So citiert Küster aus der „Anatomie der Pflanzen“ von Rudolphi (1807) die Widerlegung der Angabe von de Candolle, dass das Licht zur Bildung der „Poren“ notwendig sei und weiterhin der anderen Angabe desselben Autors, dass Landpflanzen unter Wasser gezogen keine Spaltöffnungen mehr bilden; Versuche mit Mentha bewiesen das Gegenteil.

Rudolphis Ansicht ist aber nicht unbestritten geblieben; so sagt Weiss (1865, p. 181) „dass weder die Anzahl noch die Anordnung, noch die Gestalt, noch endlich die Grösse der Spaltöffnungen an natürliche Familien oder den anatomischen Bau der Blätter oder endlich an die Lebensweise des Gewächses gebunden, sondern gänzlich von derselben unabhängig ist.“ Weiter sagt Weiss: „Die allgemein verbreitete von Rudolphi zuerst aufgestellte Annahme, dass die Grösse der Spaltöffnungen im direkten Verhältnis mit der Substanz des Blattes stehe, eine Annahme, welche ohne irgend welchen Grund von Decandolle, Meyer, und allen folgenden angenommen wurde, widerlegt sich beim ersten Blicke auf die Werte der Tabelle III.“ Zu anderen Folgerungen ist Morren auf Grund der Zählungen von Spaltöffnungen auf

verschiedenen Pflanzen gekommen; er sagt, dass im allgemeinen Pflanzen von feuchten Standorten mehr Spaltöffnungen zeigen als Pflanzen von trockenen Standorten; zu derselben Ansicht neigen Tschirsch (1880 p. 168) und Volkens (1884), obwohl sie hervorheben, dass die Zahl der Spaltöffnungen für sich noch keine Schlüsse auf physiologische Beziehungen zulässt. Diese genannten Arbeiten zeigen ferner, dass auch der Bau der Spaltöffnungen von Feuchtigkeit, resp. Trockenheit des Standortes beeinflusst wird. —

Tabelle III.

Zahl der Spaltöffnungen und der Epidermiszellen.

		Wasserpfl.	Landpflanze	Herausragende	Trockenpflanze	Trockenbeet	Schattenpfl.	Feuchtbeet	Winterpflanzen			
									sehr feucht	feucht	trock.	untergetaucht
Zahl der Epidermiszellen auf eine Spaltöffnung	Oberseite	6,4	6,2	6,1	6,7	7,4	7,9	8,2	6,5	6,3	6,7	14,3
	Unterseite	9,3	5,0	5,3	6,2	7,0	7,8	7,9	10,8	8,4	10,3	29,3
Zahl der Spaltöffnungen auf eine Oberflächeneinheit 0,1 □mm	Oberseite	21	23	18	24	21	14	18	29	37	23	13
	Unterseite	12	22	21	23	17	14	16	16	16	12	3
Zahl der Epidermiszellen auf eine Oberflächeneinheit 0,1 □mm	Oberseite	132	142	109	152	158	98	123	198	239	143	221
	Unterseite	84	135	116	152	121	94	111	167	163	129	205

Ich erwähne noch die Arbeiten von Brenner (1900) und Wollny (1898), die Exemplare derselben Spezies unter verschiedenen Bedingungen kultivierten und auf Zahl der Stomata hin untersuchten; sie stellten fest, dass die Feuchtigkeit auf die Zahl der Spaltöffnungen einen fördernden Einfluss hat. Lothellier (1893) und Eberhardt (1903) kamen allerdings zu dem entgegengesetzten Resultat, nämlich dass Lufttrockenheit die Bildung der Spaltöffnungen begünstige.

Mer (citiert nach Costantin 1886) und Dufour (1887 p. 378) schreiben der Lichtwirkung eine wichtige Rolle bei der Vergrösserung der Spaltöffnungs-

zahl zu. Wegen weiterer einschlägiger Arbeiten verweise ich auf Tschirsch 1880) Volkens (1884) und Costantin (1886). Die meisten Angaben beziehen sich auf die Berechnung der Spaltöffnungszahl, auf die Oberflächeneinheit; leider machen aber die Autoren keine Angaben über ihre Zählungsmethode. Weiss und auch Dufour (1887) haben schon darauf hingewiesen, dass nicht an allen Stellen ein Blatt gleich reich an Spaltöffnungen ist, so zeigen viele Blätter in der Mitte bedeutend mehr Spaltöffnungen als an der Basis, andere haben an der Spitze am meisten. Es ist daher unerlässlich sehr viele Zahlungen durchzuführen, um brauchbares Zahlenmaterial zu erhalten. Ich habe anfänglich 5 Zählungen[1]) auf jedem Blatt gemacht, später je 10 Zählungen (von der Spitze bis zur Basis je 5 Zählungen auf jeder Blatthälfte); die Zählungen beziehen sich auf das Gesichtsfeld des Mikroskops (bei Objektiv N. 7, und Okular 1, 0,1 □mm).

Tschirsch (1880) hat darauf hingewiesen, dass aus der Zahl der Spaltöffnungen an sich noch keine Schlüsse auf ihre physiologische Rolle gezogen werden dürfen, vielmehr muss noch ihre Grösse und Breite und der Spaltöffnungsmechanismus berücksichtigkeit werden; dem gegenüber ist zu bemerken, dass in unseren Fällen der Bau der Spaltöffnungen keine merkbaren Unterschiede aufwies, die anderen von Tschirsch berührten Schwierigkeiten glaube ich damit umgehen zu können, dass ich das Verhältnis der Epidermiszellen zu den Spaltöffnungen zahlenmässig feststelle.

Dieselbe Methode ist von Stapf (1889 p. 238) angewendet worden; auch in zwei neuen italienischen Arbeiten von Traverso und Mariani (zitiert nach Küster 1904 p. 26—27) wird von dem zahlenmässigen[2]) Verhältnis der Epidermiszellen zu den Spaltöffnungen gesprochen.

Wir wollen nun versuchen, auf Grund der vorstehenden Tabelle III die Wirkung der verschiedenen Faktoren auf die Bildung der Spaltöffnungen zu ermitteln und unsere Resultate mit denen früherer Autoren zu vergleichen.

[1]) Es wurden stets je 3 Blätter von jeder Variationsform untersucht; die Zahl der Epidermiszellen wurde nur in denjenigen Fällen in welchen 10 Zählungen auf jedem Blatte vorgenommen wurden bestimmt.

[2]) Das deutsche Referat gibt keine näheren Zahlenangaben.

Wie schon oft bemerkt, werden folgende Faktoren: Lichtintensität, Luft- und Bodentrockenheit, in den Kreis unserer Betrachtungen gezogen. Zu ermitteln bleibt die Wirkung jedes dieser Faktoren auf die Zahl der Spaltöffnungen.

Vergleichen wir die Landform mit der Schattenform, deren Kulturbedingungen sich fast nur durch die Intensität der Beleuchtung unterscheiden (Schattenform vielleicht ein wenig feuchter), so finden wir, bei der Landform absolut mehr Spaltöffnungen auf der Oberflächeneinheit als bei der Schattenform, auch kommen weniger Epidermiszellen auf eine Spaltöffnung; bei den Landpflanzen ist ferner die Zahl der Stomata grösser als bei den Winterpflanzen, da bei jenen schon auf weniger Epidermiszellen als bei letzteren eine Spaltöffnung kommt; die Kleinheit der Epidermiszellen und der Spaltöffnungen bei den Winterpflanzen bringt es mit sich, dass die absolute Zahl der Stomata bei diesen grösser ist als bei den Sommerpflanzen. — Aus diesen Beobachtungen wird zu folgern sein, dass Licht die Bildung von Spaltöffnungen begünstigt.

Weiterhin ist zu prüfen wie Luft und Bodentrockenheit auf die Zahl der Spaltöffnungen wirken. Beim Vergleich von folgenden drei Formen: Wasserpflanze, Herausrag., und Landpflanze ergibt sich, dass die Zahl der Epidermiszellen, die auf eine Spaltöffnung kommen, bei den Herausrag. und den Landpflanzen am kleinsten ist. Da die herausragenden Pflanzen von den Wasserpflanzen sich nur durch den Grad der Lufttrockenheit unterscheiden, dürfen wir folgern, dass Lufttrockenheit begünstigend auf die Bildung der Spaltöffnungen wirkt. Um die Wirkung der allmählich zunehmenden Trockenheit zu studieren, vergleichen wir die Herausragenden mit den Trockenpflanzen und den Pflanzen vom Trockenbeet;[1]) wir sehen, dass die relative Zahl der Spaltöffnungen abnimmt; Lufttrockenheit und Bodentrockenheit scheinen also die Bildung der Spaltöffnungen zu hemmen. Zu derselben Folgerung führt der Vergleich der Winterpflanzen untereinander: auch bei ihnen nimmt die Zahl der Spaltöffnungen — absolut wie relativ — zuerst bei abnehmender Luftfeuchtigkeit zu, dann bei weiterer Abnahme der Luftfeuchtigkeit ab.

[1]) Bei der Pflanze vom Trockenbeet kommt noch Bodentrockenheit hinzu.

Auch hier wie bei der Grösse der Blattoberfläche existiert demnach ein Optimum der Feuchtigkeit, bei dem die Spaltöffnungen am reichlichsten ausgebildet werden. Anstatt kurzweg zu behaupten, dass Luftfeuchtigkeit die Bildung der Spaltöffnungen begünstigt, müssen wir folgern, dass Luftfeuchtigkeit und Trockenheit nur bis zu einem gewissen Grade fördernd, jenseits dieser Grenze aber hemmend wirkt.

Wie früher setzen wir auch hier zunächst konstante Lichtintensität voraus. Für jede Lichtintensität gibt es einen bestimmten Optimalpunkt hinsichtlich des Feuchtigkeitsgehaltes. Bei Verwirklichung der optimalen Bedingungen bildet die Pflanze ein Maximum von Spaltöffnungen aus (auf die Zahl der Epidermiszellen berechnet) resp. ein Minimum von Epidermiszellen (auf eine Spaltöffnung berechnet).

Ob die optimalen Bedingungen für die Bildung der Stomata und die Flächenentwicklung der Blätter miteinander zusammenfallen, muss zwar unentschieden bleiben, darf jedoch für Jus. rep. als wahrscheinlich[1]) bezeichnet werden. Zweckmässigkeitsgründe würden eine derartige Koinzidenz leicht verständlich machen.

Unsere Ermittelungen betreffend eines Optimalpunktes in der Wirkung der Luftfeuchtigkeit auf die Stomatabildung wird vielleicht geeignet sein, die widersprechenden Angaben der Autoren über die Wirkung der Feuchtigkeit zu erklären. Ob diese Vermutung stichhaltig ist, lässt sich bei den unzulänglichen Angaben der Autoren über ihre Art der Spaltöffnungsberechnung u. s. w. nicht entscheiden.

Schliesslich ist noch zu ermitteln, wie der Aufenthalt im Wasser auf die Bildung der Spaltöffnungen wirkt. Die Frage ist schon oft behandelt worden; von Rudolphis Experimenten mit Mentha etc. war schon oben die Rede. Die weitere diesbezügliche Literatur ist bei Constantin (1886), dem Rudolphis Angaben wahrscheinlich nicht bekannt sind, zu finden. Wie aus der obenstehenden Tabelle zu ersehen ist, wirkt das Untertauchen[2]) hemmend auf die Ausbildung der Spaltöffnungen; dieser

[1]) Die Winterpflanzen kommen für diese Erwägungen nicht in Betracht, weil die Spaltöffnungszahl an Spätherbstformen festgestellt, die Blätter Anfang März gemessen worden sind.

[2]) Wie weit hier ausser der Berührung mit Wasser noch Lichtwirkung in Betracht kommt, ist schwer zu entscheiden; für die Annahme einer Lichtwirkung spricht der unten erwähnte Unterschied zwischen Oberseite und Unterseite.

Einfluss macht sich auf der Unterseite mehr geltend als auf der Oberseite: auf der Unterseite wird die Bildung der Spaltöffnungen fast völlig unterdrückt. Aus Fig. 2e ist zu sehen, dass die Spaltöffnungsmutterzellen angelegt sind, aber stellenweise nicht zur Teilung kommen; an vielen Spaltöffnungen ist überdies der Spalt besonders schmal. —

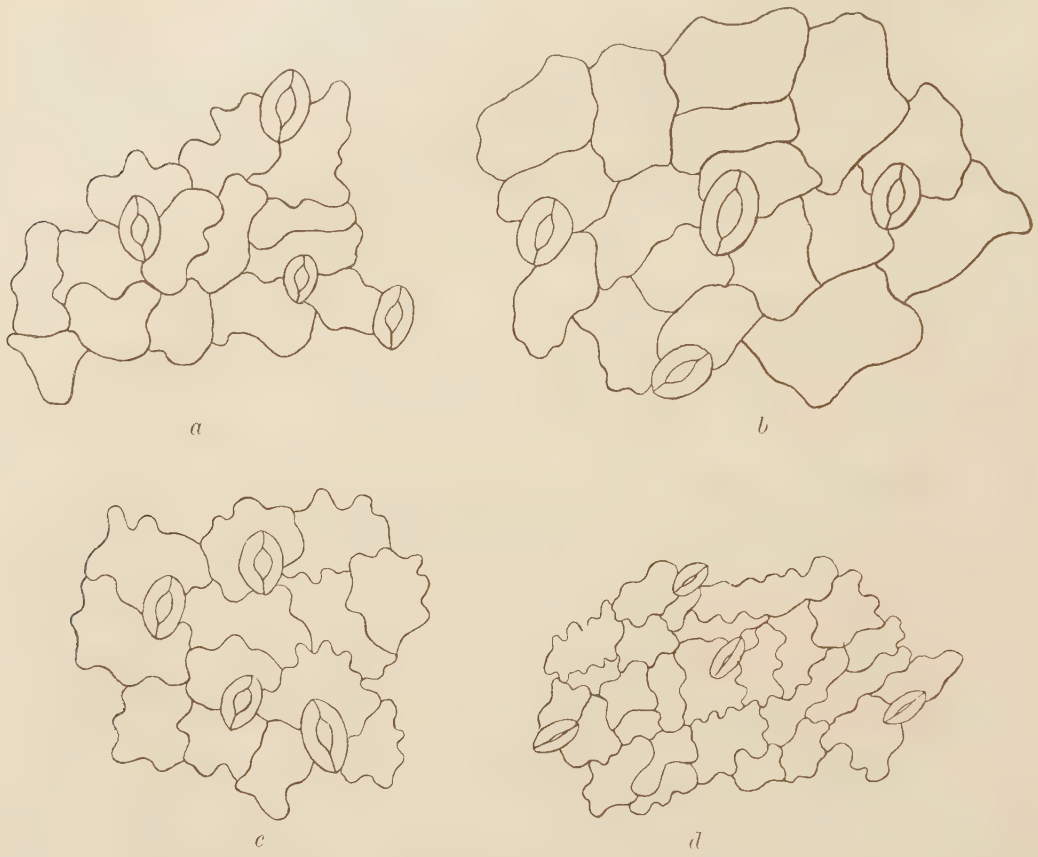


Fig. 1. Blattepidermis, Oberseite.
a) Trockenbeet. *b*) Herausragend. *c*) Wasserpflanze. *d*) Untergetaucht.

Was die Grösse der Epidermiszellen betrifft, so finden wir bei den Schattenpflanzen die grössten; diesen schliessen sich die Wasserpflanzen und die Herausragenden an, hiernach folgen der Zellengrösse nach die Trockenpflanzen und die Pflanzen vom Trockenbeet. Auch hier wird wohl ein Optimum in der Wirkung des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft anzunehmen sein, derart, dass Feuchtigkeit bezw. Trockenheit bis zu einem gewissen

Grade fördernd, dann aber hemmend auf die Grössenentwicklung der Epidermiszellen wirkt. Dieselbe Abhängigkeit von äusseren Bedingungen

Fig. 2. Blattepidermis, Unterseite.

a) Trockenbeet. *b*) Herausragend. *c*) Wasserpflanze. *d*) u. *e*) Untergetaucht. K bei *e*) Spaltöffnungsmutterzellen, die zur Teilung nicht gekommen sind.

scheint, soweit sich aus einigen von mir angestellten Versuchen ersehen lässt, auch bei den Winterpflanzen erkennbar zu sein. Doch darf nicht unerwähnt bleiben, dass es uns in diesem Falle nicht gelang, die Pflanzen bei so grosser Trockenheit zu kultivieren, dass die Grössenentwicklung ihrer Epidermiszellen gehemmt wurde.

Schliesslich sind noch die Umrissformen der Epidermiszellen zu berücksichtigen. Bei der Herausragenden und bei der Landpflanze sind die Seitenwände der Epidermiszellen auf der Oberseite gerade, auf der Unterseite schwach gewellt; alle anderen Formen haben beiderseits undulierte Umrisse, auf der Unterseite ist die Wellung stärker als bei beiden obengenannten Formen. Wir dürfen also folgern, dass bei einem gewissen Feuchtigkeitsgehalt der Luft die Wellung der Zellwände am geringsten ausfällt; bei Zunahme oder Abnahme der Feuchtigkeit nimmt die Wellung zu, — man vergleiche die beigegebenen Fig. 1 und 2.

Ferner sind noch die Fältelungen der Cuticula bei der Landform, den herausragenden und den Trockenpflanzen zu erwähnen; die Blätter der Wasserpflanze, sowie diejenigen, die in feuchter Luft entstanden sind, zeigen keine Cuticularstreifung.

Tabelle IV.

Dicke der Blätter, des Palissaden- und Schwammparenchyms in μ

	Trockenbeet	Herausragende	Landform	Wasserpflanze	Schattenpflanze	Winterpflanzen			
						Victoriahaus	trocken	feucht	untergetaucht
Dicke des Blattes	252	242	231	220	176—187	165	165	132	88—89
Palissadenparenchym	108	108	84	108	76	60	52	43	38
Schwammparenchym	74	72	60	74	48	52	65	67	45

Was die Dicke der Blätter, resp. die Ausbildung des Palissaden- und Schwammparenchyms betrifft, so zeigt die beigefügte Tabelle, dass Licht und Lufttrockenheit einen deutlich fördernden Einfluss auf die Ausbildung des Palissadenparenchyms haben; man vergleiche Fig. 3. Fig. 3d zeigt ferner, dass die untergetauchten Blätter kein echtes Palissadengewebe

mehr besitzen, vielmehr besteht auch die oberste Schicht aus kurzen isodiametrischen Zellen.[1])

Bei der anatomischen Untersuchung der Stengel von den verschiedenen Formen fällt zunächst die stärkere Holzbildung der in trockener

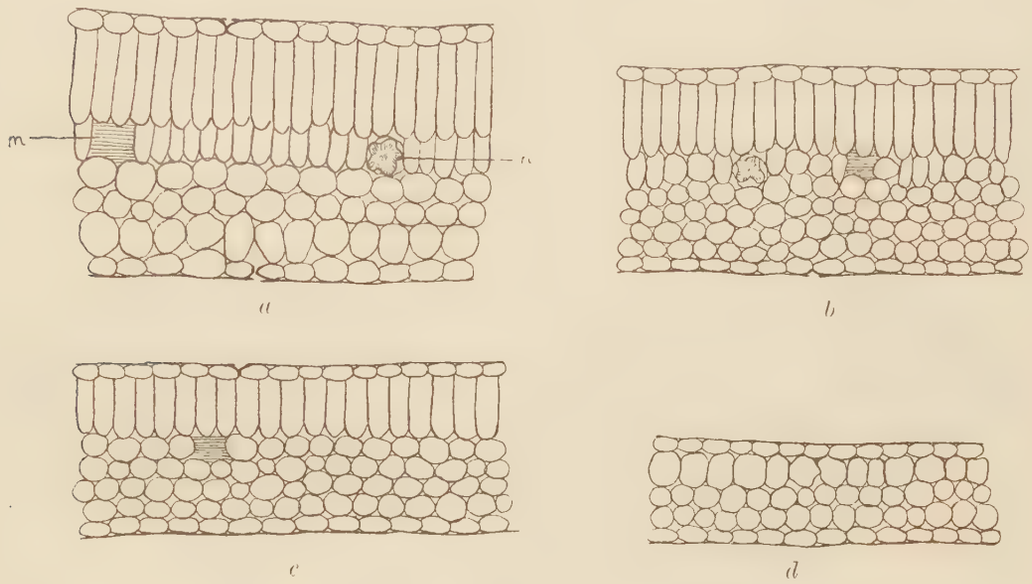


Fig. 3. Blattquerschnitt.

a) Trockenbeet. *b*) Schattenpflanze. *c*) Winterpflanze. *d*) Untergetaucht (im Winter).
m = Raphidenbünder. *n* = Druse.

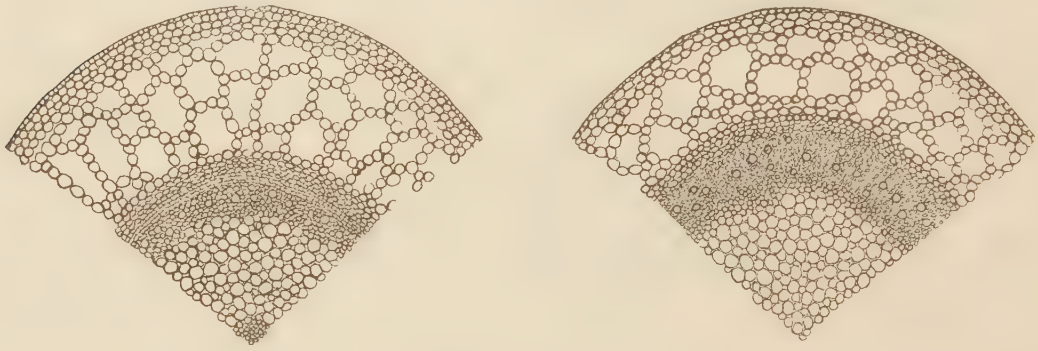
Luft und in der Sonne erwachsenen Formen auf; die Gefässe sind bei den Trockenformen zahlreicher. Der Unterschied im Grad der Holzbildung macht sich jedoch nur an gleichaltrigen Stücken bemerkbar; untersuchen wir einen älteren Teil der in feuchter Luft kultivierten Form oder einen älteren untergetauchten Sprossteil einer schwimmenden oder herausragenden Pflanze, so können wir oft recht starke Holzbildung antreffen. Dass auch an submersen Teilen starke Holzbildung möglich ist, lehren besonders die

[1]) Nach Abschluss des Manuskriptes erschien eine Mitteilung von Boselli (1904) über den Einfluss submerser Kultur auf äussere und innere Strukturverhältnisse der Pflanzen. Neben anderen Gewächsen untersuchte Verfasser auch Jussieua suffruticosa und kommt dabei hinsichtlich des hemmenden Einflusses auf die Gewebedifferenzierung der Juss. suff. zu ähnlichen Resultaten wie sie im Texte mitgeteilt wurden.

untergetauchten aerenchymbildenden Stengelteile; bei Jus. salic. bildet gerade der im Wasser untergetauchte, mit Aerenchym ausgestattete Teil des Stengels am meisten Holz. —

Was die Ausbildung der unter der Stärkescheide liegenden, verholzten Zellgruppen betrifft, so ist sie bei den Trockenpflanzen nur unwesentlich gefördert. —

Die Intercellularen im Rindenparenchym sind, wie zu erwarten, bei den Wasserpflanzen am besten ausgebildet, auch die Trockenform hat ein gut ausgebildetes Intercellularsystem, doch tritt es in den älteren Teilen den übrigen Geweben gegenüber mehr zurück. Auch die Luftfeuchtigkeit



a *b*

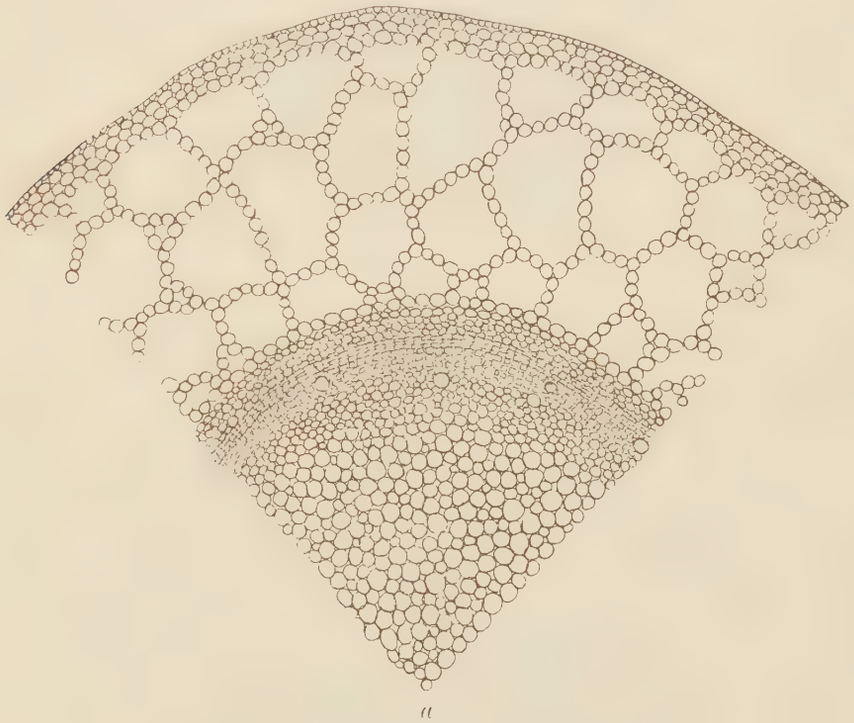
Fig. 4. Stengelquerschnitt (junge Internodien).
a) Wasserpflanze. *b*) Trockenbeet.

ist nicht ohne Einfluss auf die Ausbildung der Intercellularen: die in mässig trockener Luft kultivierten Pflanzen zeigen ein besser entwickeltes Intercellularsystem als die Trockenpflanzen. Die Entwicklung der Intercellularen im Stengelgewebe scheint von der Ausbildung der Blätter abhängig zu sein; bei Winterpflanzen, die verhältnismässig kleine Blätter haben, ist das Intercellularsystem schwach entwickelt. Bei grossblättrigen Formen sind die Intercellularen reichlich entwickelt.

Beim Versetzen der Wasserpflanze in Erde wird in den neu gebildeten Teilen das Intercellularsystem immer beschränkter, aber doch zeigen sie noch ein besser entwickeltes Intercellularsystem, als Sprossteile von gleichem Alter, die von der Landpflanze stammen; dadurch ist der oben

(Tabelle I Feuchtbeet) angegebene Unterschied in der Dicke des Stengels bei Wasser- und Landpflanzen, die unter gleichen Bedingungen auf dem Feuchtbeet erwachsen sind, zu erklären. Fig. 4 u. 5 sollen die Ausbildung der Intercellularen wie die Holzbildung bei verschiedenen Formen veranschaulichen.

Auf die Aerenchymbildung, die auf Stengel und Wurzeln der Wasserform sich beobachten lässt, kommen wir im folgenden Kapitel zu sprechen.



a

Fig. 5. Stengelquerschnitt (ältere Internodien).
a) Wasserpflanze.

Es bleibt noch übrig, auf den Inhalt der Zellen bei den verschiedenen Formen einzugehen.

Zunächst ist zu erwähnen, dass die Pflanzen, die trocken in der Sonne kultiviert waren, eine grössere Aufspeicherung von Stärke, besonders im Markgewebe zeigen, als die übrigen Formen.

Gerbstoff ist in allen Formen unserer Versuchspflanze anzutreffen und zwar anscheinend im Blatt und Stengel in verschiedenen Modifikationen.

Da vorwiegend Alkoholmaterial auf Gerbstoff geprüft wurde, stellte sich heraus, dass die Stengel reichlich, die Blätter wenig oder fast gar keinen

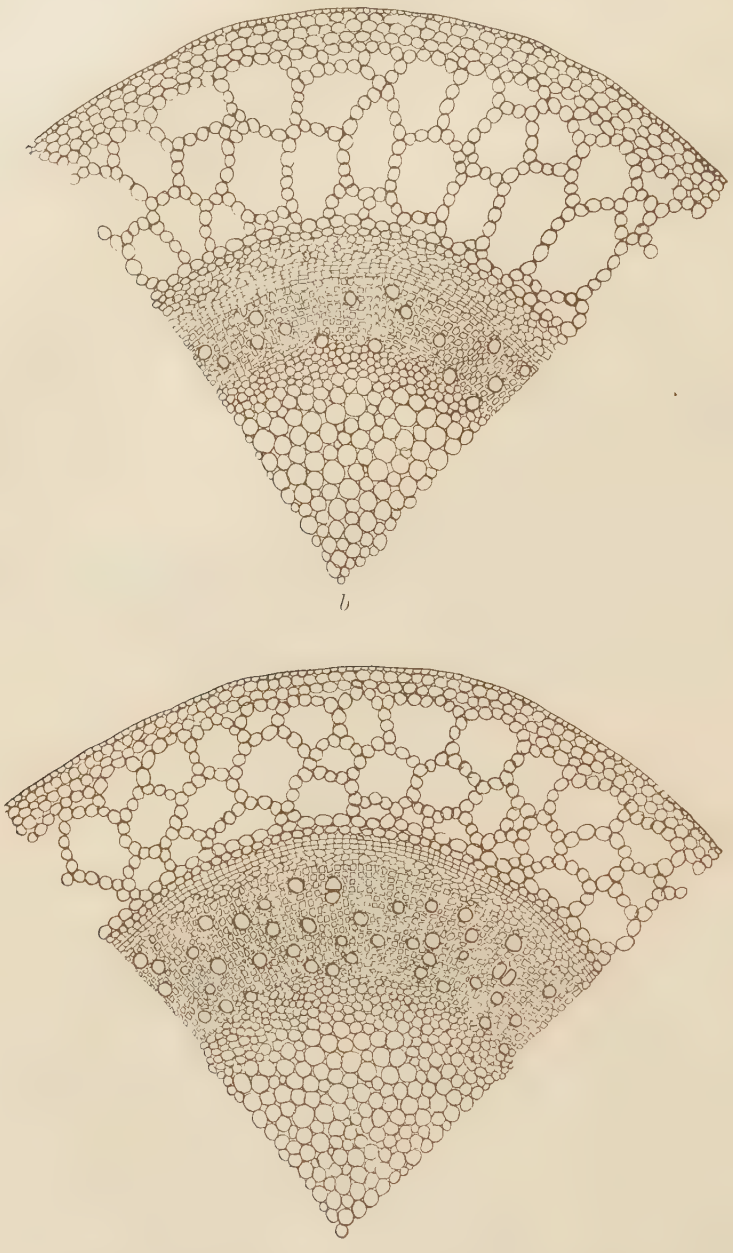


Fig. 5. Stengelquerschnitt (ältere Internodien).
b) Landform. *c*) Trockenbeet.

Gerbstoff enthielten; es lag hiernach die Vermutung nahe, dass dieser Unterschied auf Auslaugen des Gerbstoffes durch den Alkohol zurückzuführen sei; in der Tat zeigte das frische Material (Spätherbstform) nach Behandlung mit Kaliumbichromat Gerbstoff sowohl an den Stengeln, wie in den Blättern; nach Kochen in Wasser oder Alkohol verschwand der Gerbstoff aus den Blättern fast vollständig, während er in den Stengeln wie im ersterwähnten Alkoholmaterial leicht nachweisbar blieb.[1]) Nach den Angaben von G. Kraus (1889, p. 7), nach welchen die Blätter als die Hauptbildungsstätte des Gerbstoffes anzusehen sind, scheint die Annahme verschiedener Gerbstoffmodifikationen in verschiedenen Organen der Pflanze physiologisch wohl verständlich.

Die Verteilung des Gerbstoffes war folgende:

Trockenbeet. Schnitt durch einen älteren Stengelteil: Gerbstoff im Mark in jeder dritten Zelle; viele Gerbstoffhaltige Zellen im inneren und äusseren Phloem und an den Gefässen in den Zellreihen, die das innere und äussere Phloem zu vereinigen scheinen. Im Pericykel gerbstoffhaltige Zellen gruppenweise, Stärkescheide ohne Gerbstoff. Im Rindenparenchym an den Intercellularen jede dritte Zelle gerbstoffhaltig, im übrigen Rindenparenchym und in der Epidermis alle Zellen gerbstoffhaltig. In jüngeren Internodien geringer Gerbstoffgehalt in der Rinde und stellenweise im Phloem.

Trockenpflanze und Pflanze vom **Feuchtbeet.** Verteilung des Gerbstoffes wie bei der Pflanze vom Trockenbeet.

Herausragende Pflanze. So wie oben, der Niederschlag aber nicht so intensiv gefärbt; unter der Stärkescheide im Pericykel zwei Reihen gerbstoffhaltiger Zellen.

Schattenpflanze. Im Mark jede fünfte Zelle gerbstoffhaltig; im übrigen so wie oben.

Wasserpflanze. Schnitt durch einen älteren Stengelteil. Im Mark jede sechste Zelle gerbstoffhaltig; schwach braun gefärbt; im inneren und äusseren Phloem wenig Gerbstoff; Stärkescheide ohne Gerbstoff. Das Rindenparenchym und die Epidermis hat wenig oder fast gar keinen Gerbstoff.

Winterpflanzen zeigen wenig Gerbstoff.

[1]) Für die mikrochemische Untersuchung mit Kaliumbichromat ist Alkoholmaterial angenehmer zu verarbeiten als frisches Material, da in jenem die Gewebsstruktur deutlich bleibt und vor allem die Verteilung der Gerbstoffe auf verschiedene Gewebeanteile sich leicht übersehen lässt.

Es ist anzunehmen, dass bei der Untersuchung des Alkoholmaterials ein Teil des Gerbstoffes infolge der Auslaugung verloren geht, aber immerhin werden die vergleichenden an Alkoholmaterial gewonnenen Beobachtungen genügenden Aufschluss über die Verteilung des Gerbstoffes in den verschiedenen Variationsformen geben.

Wir sehen, dass die Pflanzen, die am meisten der Wirkung der Sonne und der Lufttrockenheit ausgesetzt waren, am reichlichsten Gerbstoff enthalten. Wir folgern also, dass bei intensiver CO_2-Assimilation auch eine intensive Gerbstoffproduktion vor sich geht. Auf die Frage über den Zusammenhang dieser beiden Prozesse können wir hier nicht eingehen, auch lassen sich aus unseren Versuchen keine bestimmten Schlüsse ziehen.[1])

Der Gehalt an Calciumoxalat, an Raphiden und Drusen ist bei den verschiedenen Formen ungleich. In seiner Untersuchung über die Wirkung der Trockenheit auf die Struktur der Pflanzen kommt Eberhardt (1903) zu dem Schlusse, dass Trockenheit die Bildung der Raphiden begünstigt. In ähnlichem Sinne äussert sich Küster (1903) über die Krystallbildung. Im Gegensatz hierzu konnte ich bei den Schattenpflanzen von Jus. rep. in Blättern und Stengeln bisweilen mehr Raphiden nachweisen als bei den Pflanzen vom Trockenbeet; Wasserpflanzen zeigten in den Blättern dieselbe Raphidenzahl wie Pflanzen vom Trockenbeet, die Zahl der Drusen war bei den Wasserpflanzen geringer. Bei den Winterpflanzen nimmt die Zahl der Drusen in den Blättern bedeutend ab. Ebensowenig konnte ich Rauwenhofs (1878) Beobachtung über das Verschwinden der Raphiden bei etiolierten Pflanzen bestätigen; vielmehr zeigte eine etiolierte Pflanze auf dem Stengelschnitte viel Raphiden, auch Rhizome von Jus. rep. sind reichlich mit Raphiden ausgestattet.

Zu allgemeinen Schlüssen über den Calciumoxalatgehalt der Blätter reichen die vorliegenden Ermittelungen nicht aus, da es nicht zulässig sein wird, aus der Zahl der raphidenführenden Zellen direkt auf den prozentualen Oxalatgehalt der Pflanzenorgane Schlüsse zu ziehen.

[1]) Diese Frage ist näher von G. Kraus (1889) studiert worden, der zur Annahme gelangt, dass die Gerbstoffbildung im Blatt mit einem Prozess zusammenhängt, der neben der Assimilation der Kohlensäure hergeht.

III. Aerenchym. (Anatomisches).

Für einen Vergleich der verschiedenen Formen bleibt noch eine Schilderung der Wurzeln und der Aerenchymbildung der Stengel nachzuholen.

Schon Martins (1866) hat darauf aufmerksam gemacht, dass Jus. rep. und grandiflora im Wasser eigenartige Wurzeln bilden, die er „Vessies natatoires“ nannte. Schenck (1889) hat darauf hingewiesen, dass kein Grund vorliegt, diese Wurzeln als Schwimmorgane anzusprechen. Das schwammige Gewebe, das sich auf diesen Wurzeln und auf submersen Stengelteilen bildet, bezeichnet Schenck als Aerenchym.

Die äussere Form und den anatomischen Bau der verschiedenen Wurzelformen hat schon Martins beschrieben. Seine Angaben sind später von Schenck (1889), auf dessen Arbeit ich besonders verweise, ergänzt worden; gleichwohl wird es vielleicht nicht überflüssig sein, die eigenartigen Gebilde noch einmal zu untersuchen.

Bei Wasserpflanzen finden sich folgende Wurzelformen:[1])

I. Positiv geotropische Wurzelformen:

1. Dünne Wurzeln mit Nebenwurzeln;[2])
2. Wurzeln mit verhältnismässig dickem Centralzylinder, der von einem schwammigen Gewebe umgeben ist, die Epidermis ist stellenweise zerrissen; die Nebenwurzeln sind dünn und zahlreich.

[1]) Da keine Samenpflanzen zur Untersuchung kamen, so konnten die Hauptwurzeln nicht geprüft werden.

[2]) Ebensolche Wurzeln zeigen die Landformen.

II. Wurzeln die keinen ausgesprochenen positiven Geotropismus zeigen (d. h. nicht energisch in die Erde hineinwachsen).

3. Dünne Wurzeln mit und ohne Nebenwurzeln.
4. Wurzeln mit schwammigem Gewebe (Aerenchymhülle); die Epidermis ist manchmal zerrissen, Nebenwurzeln sind selten.

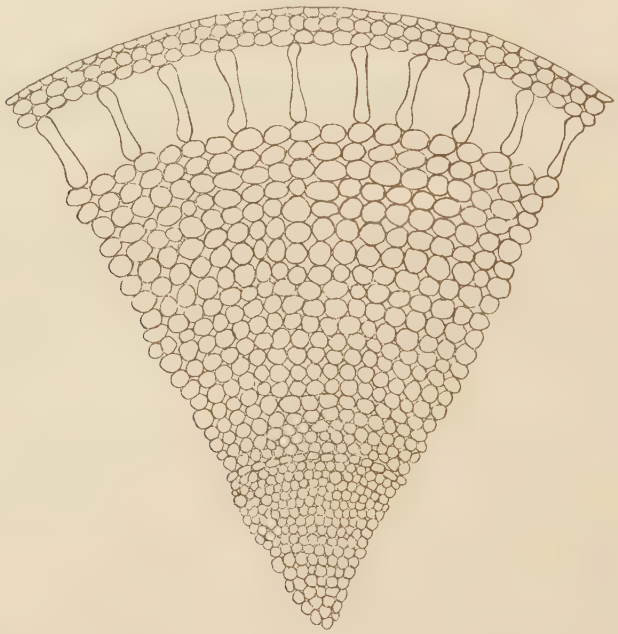


Fig. 6. Plagiotrope Wurzel von Jussieua californica.

III. Negativ geotropische Wurzeln.

5. Wurzeln, die die Wasseroberfläche erreichen oder (in seltenen Fällen) in die Luft ragen. Sie sind von einer Aerenchymhülle umgeben, Epidermis fehlt; der Centralzylinder ist sehr dünn, oft chlorophyllhaltig;[1]) diese Wurzeln entstehen auf Stengelknoten, Phizomen und auf den sub 2 genannten Wurzeln; sie sind meist unverzweigt, nur selten haben sie aerenchymartige, noch seltener normale Nebenwurzeln.

Die sub 1 genannten Wurzeln bestehen aus einem Centralzylinder mit 4—5 Gefässgruppen, aus 6—8 Rindenparenchymlagen und einer Epidermis. Die Endodermis ist bei allen Wurzelformen deutlich erkennbar,

[1]) Bei Jus. calif. und salicif. ist der Centralzylinder rot gefärbt.

mikrochemisch zeigt sie keine besonderen Reaktionen: weder Verholzung noch Verkorkung war nachweisbar.

Denselben Bau zeigen die sub 3 genannten, nur ist bei ihnen die Zahl der Rindenparenchymschichten grösser, zuweilen sind bei ihnen die Rindenparenchymzellen grösser als bei den erstgenannten Wurzelformen,

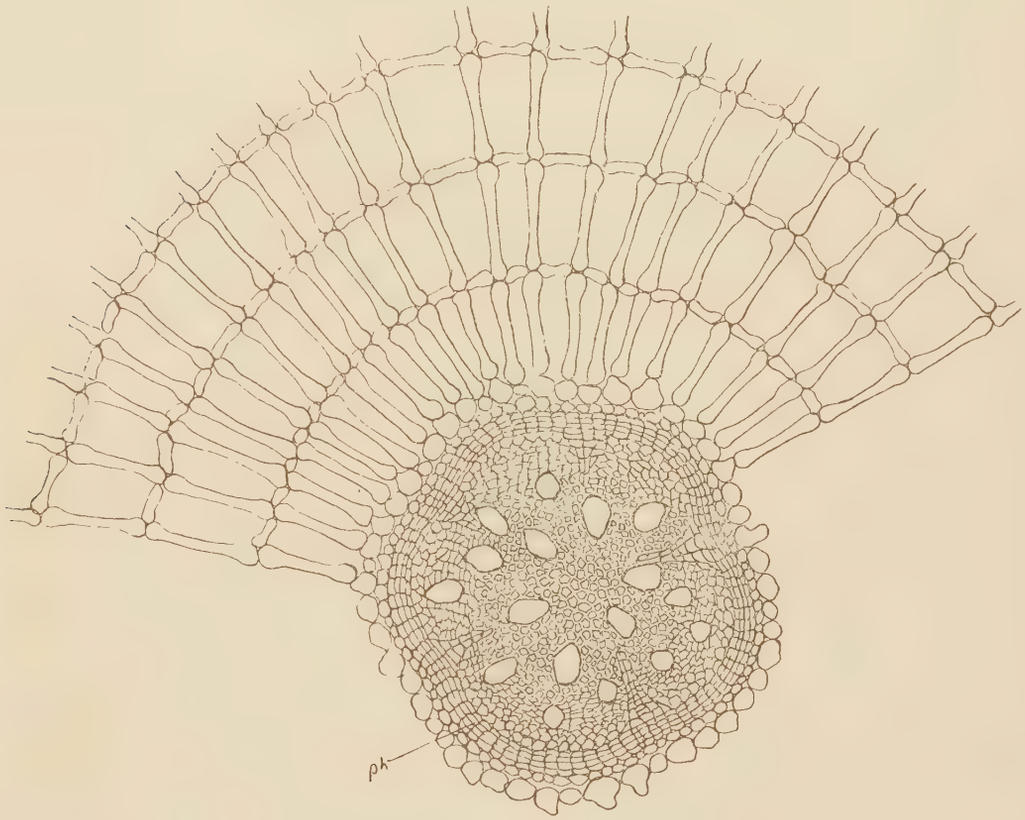


Fig. 7. Positiv geotropische Aerenchymwurzel von Jussieua repens.
ph = aerenchymbildendes Meristem.

sodass der Übergang der drittäussersten Rindenparenchymschicht in Aerenchym zum Ausdruck kommt (Fig. 6);[1] in manchen Wurzeln verwandeln sich mehrere Schichten in Aerenchym; echtes schwammiges Aerenchym kommt aber zunächst noch nicht zustande.

[1]) Die Abbildung ist nach Jus. californica hergestellt.

Bei der Wurzelform 4 verwandelt sich fast das ganze Rindenparenchym in Aerenchym; die Epidermis ist manchmal noch gut erhalten, manchmal zeigt sie Risse; das aerenchymbildende Meristem tritt hier noch selten auf.

Einen weiteren Fortschritt in der Aerenchymbildung zeigen die sub 2 genannten Wurzeln (Fig. 7), bei welchen der Centralzylinder kräftig entwickelt ist und ein Meristem im Pericykel vorhanden ist. Die Epidermis

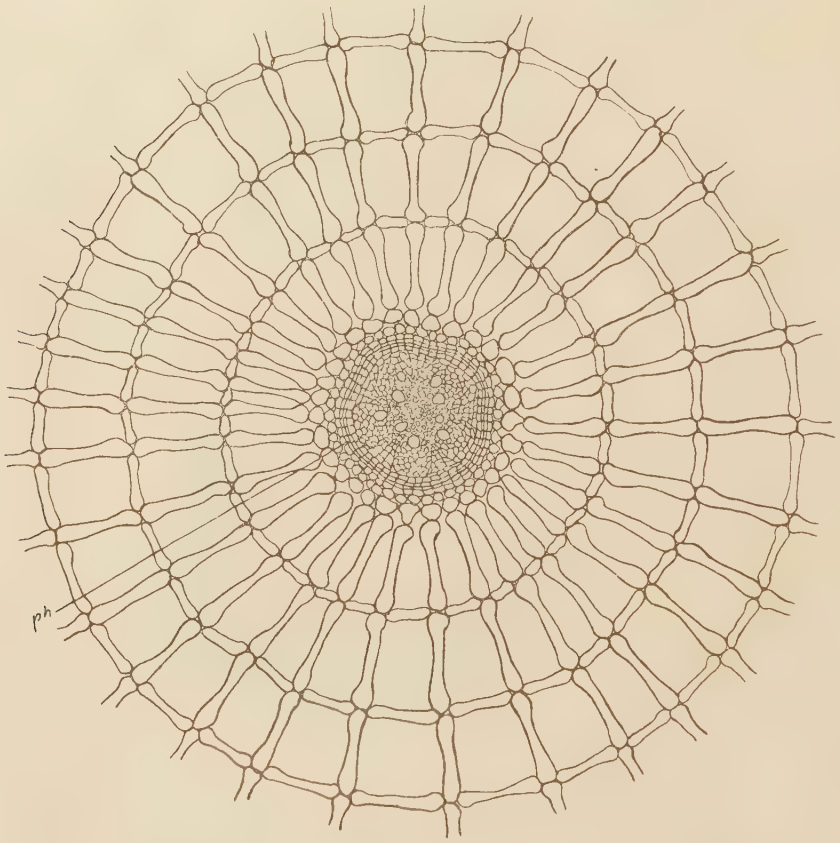


Fig. 8. Negativ geotropische Wurzel von Jussieua salicifolia.
ph = aerenchymbildendes Meristem.

wird zerrissen, da fast alle Schichten des Rindenparenchyms in Aerenchym sich umwandeln.

Die Struktur der negativ geotropischen Wurzeln (5) unterscheidet sich von den anderen dadurch, dass sie keine Epidermis mehr haben; ihr

Centralzylinder ist bedeutend reduziert. Meristem im Pericykel habe ich bei Jus. salicif. (Fig. 8) gefunden, bei Jus. repens nicht.[1])

Unsere Beobachtungen gestatten die Schenck'schen Angaben über Aerenchym in einigen Punkten zu ergänzen. In seiner citierten Arbeit lesen wir: „Hervorzuheben ist, dass überhaupt die mit krautigen Stengeln versehenen Jussieaen im Gegensatz zu den mit holzigen an den Stengeln meist kein Aerenchym bilden, sondern sich in gleicher Weise wie die krautigen Wasserpflanzen verhalten, indem sie grosse Intercellularen im Parenchym entwickeln. Ferner ist zu bemerken, dass an allen Wurzeln der krautigen Arten, ebenso wie auch an den aerotropischen der holzigen keine Bildung des Aerenchyms aus einem im Pericykel entstandenen Phellogen statthat, was wohl damit zusammenhängt, dass alle diese Wurzeln kein oder nur ein sehr schwaches Dickenwachstum des axilen Stranges aufweisen und von vergänglicher Existenz sind“ (S. 540).

Die beiden von mir untersuchten krautigen Jussieae-Arten zeigen das auch von Schenck gefundene Stengelaerenchym. Offenbar bildet es sich nicht unter allen Umständen an den submersen Stengelteilen, doch liessen sich die erforderlichen Bedingungen nicht näher ermitteln; eine weit stärkere Entwicklung zeigen die Stengelaerenchymbildungen bei der holzigen Jus. salic. (s. Taf. 4). Im Gegensatz zu Schenck ist zu bemerken, dass die aerenchymführenden Wurzeln (Nr. 2 und 4) bei Jus. rep. und Nr. 5 bei Jus. salicifol., wie bereits auseinander gesetzt wurde, Meristeme zu bilden imstande sind, die unter geeigneten Umständen Aerenchym produzieren.

Über die Entwicklungsgeschichte des Aerenchyms sagt Schenck folgendes: „Es erscheint auffallend, dass dasselbe Gewebe sowohl durch die Tätigkeit des Phellogens sekundär gebildet wird, als auch durch direkte Umwandlung der jungen primären Rinde entstehen kann, wie die Jussiea-Wurzeln lehren. Diese zweierlei Entwicklungsweise kommt nach meinen Erfahrungen nur in letzterer Gattung vor und erklärt sich wohl aus der regelmässigen Lagerung der zartwandigen Parenchymzellen, die völlig mit den aus dem Phellogen zunächst erzeugten noch ungestreckten Zellen über-

[1]) Möglicherweise wird auch die Wurzel von Jus. repens imstande sein, Meristem zu bilden, an meinen Objekten war jedoch keines nachweisbar.

einstimmen. Es muss somit die eingangs gegebene Charakterisierung des Aerenchyms als eines Erzeugnisses des Phellogens für obigen Fall völlig modifiziert werden, wenn man nicht das aus Rindenparenchym hervorgegangene Aerenchym besonders bezeichnen will. Von streng morphologischem Standpunkte aus müsste dies gefordert werden, von biologischem Standpunkte aus empfiehlt sich eine gemeinsame Bezeichnung. Ich möchte aber nicht die Bezeichnung Aerenchym auf alles lakunöse Parenchym der Sumpf- oder Wasserpflanzen ausgedehnt wissen" (S. 535). Ferner auf S. 562: „Die charakteristischen Eigenschaften des Gewebes sind folgende: Die Entstehung aus den Phellogen. Nur an den Wurzeln der Jussieaen beteiligt sich auch infolge der regelmässigen radialen und koncentrischen Lagerung der dünnwandigen Parenchymzellen die Rinde an seiner Bildung u. s. w."

Diese von Schenck beobachtete Beteiligung der Rindenparenchymzellen an der Aerenchymbildung gilt nun nicht nur für die Wurzeln, sondern auch für die aerenchymbildenden Stengel; auch bei diesen verwandeln sich, wenn auch nicht regelmässig, Rindenparenchymzellen durch Streckung in aerenchymartiges Gewebe, dabei wachsen die Zellen teils nach allen Richtungen, wie es Schenck angibt, teils vorwiegend in radialer Richtung und nehmen die charakteristische Schlauchform der Aerenchymzellen an; noch öfter als die oberen Rindenparenchymschichten sehen wir die Zellen der Stärkescheide in angeführtem Sinne sich verwandeln; der grösste Teil der Aerenchymzellen wird jedoch auch in diesen Fällen durch die Tätigkeit des Meristems erzeugt; es ist also die Aerenchymbildung entwicklungsgeschichtlich an verschiedenen Exemplaren auf ganz verschiedenes Gewebematerial zurückzuführen; dabei darf nicht unbeachtet bleiben, dass das vom primären Stengelgewebe abstammende Aerenchym sich von demjenigen, welche das Meristem liefert, durch die regellose Anordnung der Zellen unterscheidet, wie wir es nach Schenck bei aus dem Meristem stammenden Aerenchym von Epilobium hirsutum, Lycopus europaeus etc. finden (Fig. 9).

Einer einseitigen Begründung des Begriffes der Aerenchymgewebe nach ausschliesslich morphologischen Gesichtspunkten steht also nicht nur die Verwandlung der Rindenparenchymzellen der Wurzeln, sondern auch die der Stengel-

zellen im Wege; bei näherer Untersuchung wird sich vielleicht zeigen, dass auch bei anderen aerenchymbildenden Pflanzen Rindenparenchymzellen an der Bildung des Aerenchyms teilnehmen; es wird dann jeder Grund wegfallen, diese Gewebebildungen und die von Küster (1903, p. 80) näher untersuchten Rindenwucherungen[1]) von einander zu trennen, vorausgesetzt, dass die Entstehung dieser Gewebe nicht von verschiedenen Faktoren bedingt ist; — von der Entstehungsursache wird in folgendem Kapitel zu sprechen sein.

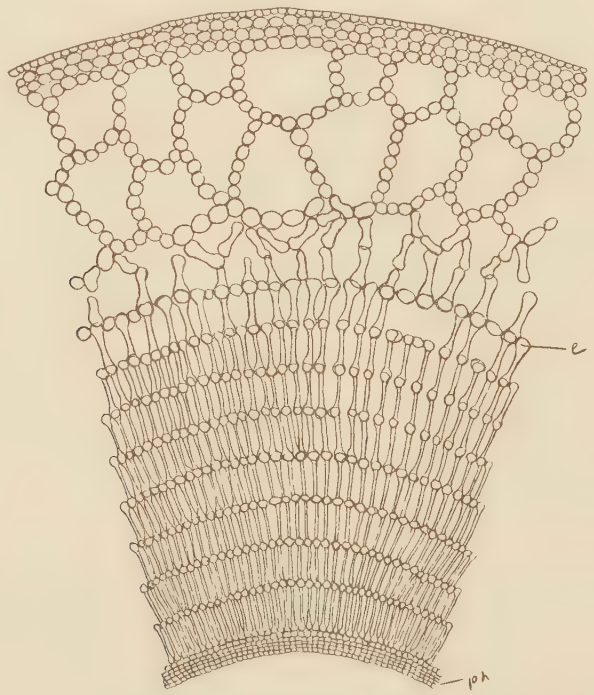


Fig. 9. Aerenchymbildung bei Jussieua repens.
Stengelquerschnitt. Aerenchymartige Zellen aus Rindenparenchym gebildet.
ph = Meristem. *e* = Stärkescheide.

Meiner Ansicht nach ist für die einheitliche Zusammenfassung des Aerenchymgewebes in erster Linie seine Bildungsweise in Betracht zu ziehen, die vornehmlich durch Streckung der Zellen in bestimmter Richtung verbunden mit einer Auflockerung des Gewebezusammenhanges charakterisiert

[1]) Auch die Gewebe von Artemisia vulgaris (Schenck p. 568), bei deren Entstehung Teilungen im Rindenparenchym erfolgen, bringen nichts prinzipiell neues. (Über Teilungen in der Stärkescheide vgl. unten.)

wird;[1]) wir haben es hier mit einer Hypertrophie, die sich gelegentlich mit hyperplastischen Erscheinungen (d. h. mit Zellenteilungen) im Sinne Küsters kombinieren kann, zu tun. In den Wurzeln sind es regelmässig die Rindenparenchym- und die aus einem sekundären Meristem entstandenen Zellen, bei den Stengeln vorwiegend die Produkte des Meristems, die das Aerenchym bilden; doch nehmen bei letzterem gelegentlich auch die Zellen der Stärkescheide und andere Parenchymzellen an der Aerenchymbildung teil. Die Bedingungen, welche die Streckung der Zellen der obengenannten Gewebearten anregen, veranlassen nicht nur die Zellen des Meristems zu einer lebhafteren Teilung, sondern auch stellenweise Zellen der Stärkescheide und der tiefer liegenden Phloemschichten zur Teilung[2]) (Fig. 10). Die Entstehung des Meristems selbst ist, wie schon von Schenck bemerkt worden ist, von jenen Reizen durchaus unabhängig und tritt auch an trocken gehaltenen Pflanzen ein.

Die Schencksche Auffassung des Aerenchyms ist übrigens auch von Göbel bereits angefochten worden. Göbel zeigt, dass ein biologisch mit dem Aerenchym übereinstimmendes Gewebe[3]) auch aus dem Holzcambium entstehen kann; „wenn man den Ausdruck Aerenchym anwenden will, so so wird es zweckmässiger sein, ihn nicht entwicklungsgeschichtlich, sondern biologisch zu begrenzen“ (S. 286).

---

[1]) Erwähnt mag noch sein, dass die Aerenchymbildung Hand in Hand mit lebhafter Xylemproduktion und starker Verholzung der Gewebe geht: in den aerenchymbildenden Stengeln (Jus. rep. und salic.) ist das sekundäre Holz stärker entwickelt als bei den arenchymfreien Stengeln, und in den aerenchymbildenden Wurzeln finden wir das centrale markige Gewebe im Centralzylinder im Gegensatz zu den aerenchymfreien Wurzeln verholzt; selbst bei den negativ geotropischen Wurzeln findet in ihren zarten axilen Strang diese Verholzung statt. Übrigens gibt auch Küster (1903, p. 81) für „aerenchymbildende“ Ribeszweige lebhafte Xylemproduktion an, die aber nach seiner Auffassung mit der gesteigerten Gewebeproduktion nach Verwundung gleichzustellen sein dürfte.

[2]) Ähnliches erwähnt Küster (1903 p. 82 Anmerkung).

[3]) Es soll nicht unerwähnt bleiben, dass Haberlandt (1904) über dieses sogenannte Schwimmholz sich folgendermassen äussert: „Nach Ernst sind die grossen dünnwandigen prismatischen Zellen der Stammanschwellung von Aeschynomene ‘bei inundierten Stämmen stets mit Wasser gefüllt, bei trockengelegten Exemplaren leer.’ Ist dies richtig, so kann Göbels Annahme, dass die sog. Schwimmhölzer der Hauptsache nach aus einem biologisch dem Aerenchym gleichwertigen Gewebe bestehen, nicht zutreffend sein“ (p. 606 Anm. 24 zu Abschnitt XIV).

Zu besprechen bleibt noch die chemische Zusammensetzung der Aerenchymmembranen. Nach Schenck gibt das Aerenchym (von Jus. peruv.) nach Behandlung mit Jodjodkalium und Schwefelsäure eine blauviolette Färbung; ich habe an dem von mir untersuchten Material mit Jodjodkalium

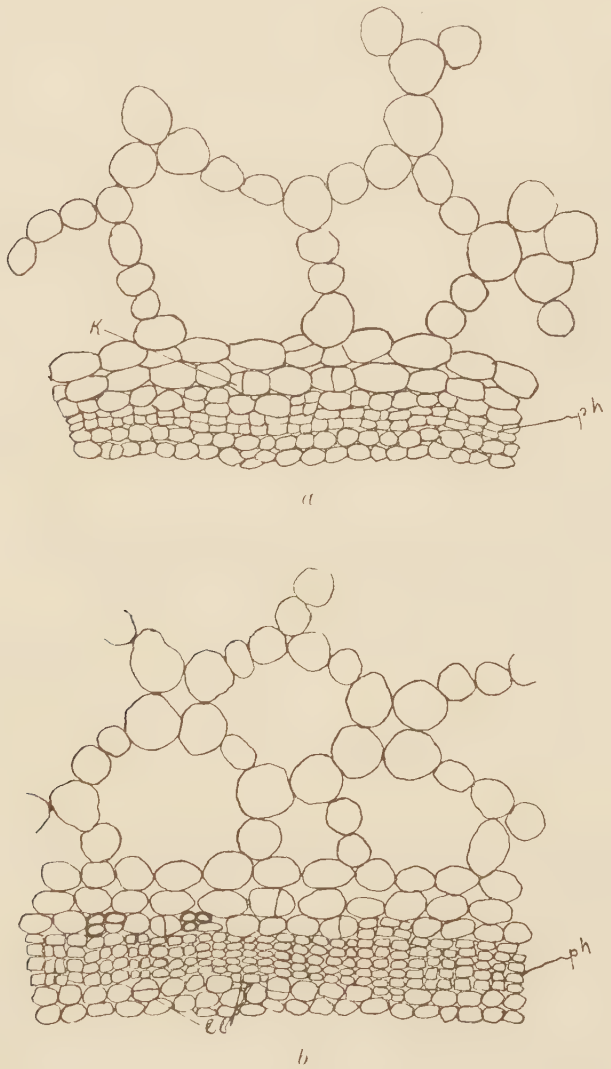


Fig. 10. Teilung von Stärkescheidezellen und Phloemzellen bei der Aerenchymbildung.

Stengelquerschnitt oberhalb der Stelle, wo typisches Aerenchym ausgebildet war.

a) *ph* = Meristem. *k* = Zellenteilung in der Stärkescheide.
b) *ph* = Meristem. *e* = Zellenteilung an Phloem.

und schwach verdünnter Schwefelsäure[1]) nur unreine Farbtöne erzielen können. Mit Chlorzinkjod habe ich nur Gelbfärbung erhalten. Bei anderen Stengelgeweben (Mark und Rindenparenchym) fällt die Blaufärbung nach Chlorzinkjodbehandlung sehr ungleich aus. Anscheinend sind irgend welche Stoffe in den Membranen vorhanden, welche die normale Cellulosefärbung nicht zustande kommen lassen. Es gelang mir, Methoden zu finden, diese Stoffe zu beseitigen.

Nach Vorbehandlung mit KOH (in der Kälte oder durch Kochen) gelingt es, an gewöhnlichen Stengelgeweben der drei untersuchten Jus.-Arten mit Chlorzinkjod Cellulosereaktion zu bekommen; Aerenchym nimmt nach gleicher Vorbehandlung mit KOH nach Zusatz von Chlorzinkjod eine schmutzig blaue Färbung an. Noch besser tritt auf gewöhnlichem Stengelgewebe die Cellulosereaktion ein, wenn man nach van Wisselingh (1898) die Schnitte in Glycerin kocht; das Aerenchym zeigt auch dann noch keine deutliche Cellulosereaktion, aber das mit Chlorzinkjod erzielte Blau war intensiver, als nach Vorbehandlung mit KOH. Am besten zum Ziele führte eine folgende Methode: die Schnitte wurden auf 24 Stunden in Eau de Javelle gebracht, ausgewaschen und mit Chlorzinkjod behandelt. Die gewöhnlichen Stengelschnitte zeigen dann deutliche Blaufärbung, das Aerenchym nur eine schwache Cellulosereaktion; um die Reaktion mit Chlorzinkjod an diesem deutlicher eintreten zu lassen, mussten die Schnitte nach der Einwirkung des Eau de Javelle noch fünf Minuten mit Kalilauge behandelt werden. Wird hiernach Chlorzinkjod zugesetzt, so tritt deutliche Blaufärbung ein. —

Die Frage, was für Stoffe die Membranen imprägnieren und ihre Blaufärbung mit Chlorzinkjod verhindern, ist schwer zu beantworten. Für die Annahme, dass reichlicher Gehalt an Pektinstoffen vorliegt, — die Aerenchymgewebe färben sich gut mit Rutheniumrot — sprechen die nach v. Wisselingh ausgeführten Reaktionen und die Eau de Javelle und Kalilaugeprobe.[2]) Andererseits geben auch die mit Eau de Javelle und KOH

[1]) Das Präparat wurde in Jodjodkalium unter das Deckgläschen gebracht und einige Tropfen koncentrierter Schwefelsäure wurden zugesetzt.

[2]) Horn (1904) löste Pektinstoffe mit Eau de Javelle und Kalilauge aus Pilzmembranen.

behandelten Schnitte deutliche Rutheniumrotfärbung. Möglicherweise sind es Gerbstoffe, welche die Reaktion verhindern; bei Besprechung der Gerbstoffverteilung habe ich darauf hingewiesen, dass bei vielen Pflanzen unter der Stärkescheide im Pericykel fast ununterbrochene Reihen gerbstoffhaltiger Zellen liegen; aus diesen Zellen wird später das Meristem gebildet; dieses aber, wie auch das Aerenchym, enthält keinen Gerbstoff mehr. Es wäre vorstellbar, dass der Gerbstoff aus dem Plasma als imprägnierender Stoff in die Zellenmembran übergeführt wird. Einen Fall, in welchem Gerbstoff die Cellulosereaktion verhindert, führen Scott und Wager in ihrer Arbeit über das Aerenchym bei Sesbania aculeata (1888) an: „The walls of the great majority of the cells give the reactions of unaltered cellulose. The tannin-sacs, which occur here, as well as in the primary cortex, form the only exception to this rule; their walls appear to be slightly cuticularised.“ — Eine bestimmte Antwort auf unsere Frage liess sich mit den üblichen mikrochemischen Methoden nicht gewinnen.

IV. Aerenchym. (Physiologisches.)

Nachdem wir die Entwickelungsgeschichte und die histologischen Eigentümlichkeiten des Aerenchyms behandelt haben, müssen wir auf die Bedingungen seiner Bildung und auf seine Funktionen eingehen.

Wir sprachen vorhin von der Entstehung aufwärts wachsender Wurzeln. Über ihr „Aufwärtswachsen“ äusserst sich Schenck im Anschluss an die Beschreibung der Wurzeln von Jus. peruviana; infolge des zarten Baues des axilen Stranges sind nach Schenck „diese Wurzeln ausserordentlich schlaff und werden nur passiv durch den Zug der in ihnen enthaltenen Luft nach oben in vertikaler Richtung im Wasser gehalten.“ Dennoch möchte sie Schenck als „areotropische Wurzeln“ bezeichnen, da sie durch den Ort ihrer Entstehung und ihre ganze Bildung darauf hinzielen, ihre Spitze zur Wasseroberfläche gelangen zu lassen“ (s. 534).

Bei der Besprechung der Versuche von Jost (1887) an den in Kübeln kultivierten Palmen, bei welchen ebenfalls aufwärtswachsende Wurzeln zur Beobachtung kamen, für welchen Jost den Aerotropismus in Anspruch nimmt, wendet Wieler (1898) folgendes ein:[1]) „Es ist bekannt, dass in der Erde, welche dauernd mit Wasser durchtränkt ist, Veränderungen eintreten. Nun wäre es möglich, dass in unserem Falle Stoffe entstehen, welche auf das Wachstum der Wurzeln derartig einwirken, dass sie von diesen Stoffen hinwegwachsen. Dann würden die aus dem Kübel hinausgewachsenen Wurzeln auf einen negativen chemischen Reiz reagieren“ (p. 506). Weiter sagt Wieler, dass auch die Nässe des Substrates für die Aufwärtsrichtung der Wurzeln bestimmend sein kann. Prüfen wir nun, ob das Wachstum unserer J. Wurzeln durch Hydrotropismus oder durch chemische Reize in seiner Richtung bestimmt wird, so kommen wir zu dem Resultat, dass weder

[1]) Da meine Versuche denjenigen von Jost ähnlich sind, so führe ich diese Einwendungen an.

die eine noch die andere Möglichkeit hier zutrifft. Um irgend welche chemische Reize, an die Wieler denkt und die vielleicht an Topfexemplaren und Freilandpflanzen im Spiel sein konnten, auszuschliessen, wurden Stecklinge und ganze Topfpflanzen von Erde befreit und in Wasser weiter kultiviert. Die Wurzeln wuchsen gleichwohl aufrecht. Chemische Reize, die vom durchtränkten Boden ausgehen, können also für das Wachstum unserer Objekte nicht massgebend sein. Was die andere von Wieler geäusserte Vermutung betrifft, dass der Hydrotropismus die Aufwärtsrichtung der Wurzeln verursacht, so ist wohl die Möglichkeit zuzugeben, dass die Feuchtigkeit die Bildung der Aerenchymwurzeln bedinge, die Richtung ihres Wachstums wird aber nicht durch sie bestimmt, da sich sonst nicht erklären liesse, dass die Wurzeln aus dem Wasser in die relativ trockene Luft wachsen.[1]) Es ist wohl ein gewisser Feuchtigkeitsgrad für die Entwickelung dieser Wurzeln überhaupt unerlässlich, der eigentliche Reiz, der ihre Wachstumsrichtung bestimmt, wird aber anderwärts zu suchen sein. Der Auftrieb von dem Schenck spricht, kann ebenfalls nicht als Ursache der Aufwärtsrichtung angesehen werden: hiergegen sprechen schon Beobachtungen in der freien Natur. Neben Wurzeln, die bis an die Wasseroberfläche vertikal und dann wagerecht weiter wachsen, finden sich solche, deren Spitzen aus dem Wasser hervorragen — allerdings nur dann, wenn die Luft über dem Wasser einigermassen feucht ist. Ferner sehen wir ebensolche Wurzeln auf unterirdischen Organen (Rhizomen, Stengelknoten) entstehen und gleichwohl aufwärts aus der Erde vorwachsen, noch bevor der passive Zug auf sie wirken kann. Werden geeignete Topfkulturen unter Wasser horizontal gelegt, so richten sich ihre Wurzeln nicht in ihrer ganzen Länge auf — was geschehen müsste, wenn der passive Zug die Richtung der Wurzeln bestimmte; — sondern es tritt nur an der Spitze eine Krümmung ein und die Wurzel setzt in vertikaler Richtung ihr Wachstum fort.

Nach dem Gesagten sind wir genötigt, die Aufwärtsrichtung als irgend eine Reizwirkung zu betrachten; — dabei kann es sich nur um aerotropische oder negativ geotropische Erscheinungen handeln. Zur Prüfung der Frage wurden folgende Versuche angestellt:

[1]) Aus diesem Grunde schliesst auch Jost (1887 p. 619) den Hydrotropismus als Ursache der Aufwärtsrichtung aus.

1. Ein Zweig mit Aerenchymwurzeln, von welchen einige ihrer Aerenchymschichten künstlich beraubt worden waren, wurde unter einer Glocke im Wasser schwimmend kultiviert, so dass die Wurzeln horizontal lagen, nach einigen Tagen zeigte sich an den Spitzen sämtlicher Wurzeln deutliche Aufwärtskrümmung.

2. Eine Topfpflanze mit Aerenchymwurzeln wurde aus dem Wasser genommen, und unter eine Glocke in feuchte Luft gebracht, viele Wurzeln behielten ihre senkrechte Stellung und wuchsen aufrecht weiter; einige Wurzeln, deren Spitzen in horizontaler Lage fixiert worden waren, zeigten nach einigen Tagen Aufwärtskrümmung. Ebenso verhielten sich die Pflanzen, wenn ihre Wurzeln der ganzen Länge nach auf feuchtem Filtrierpapier belassen wurden.

3. Eine Topfpflanze mit Aerenchymwurzeln wurde in feuchter Luft horizontal gelegt, so dass die Wurzeln teils mit, teils ohne Stütze sich horizontal hielten, ohne mit Wasser in Berührung zu kommen. Nach einigen Tagen krümmten sich die Spitzen nach oben.

4. Eine Topfpflanze wurde unter eine Glocke in feuchter Luft in inverse Stellung gebracht, so dass die Spitzen nach unten gerichtet waren, mit dem Wasser, das die Glocke feucht halten sollte, kamen die Wurzeln nirgends in Berührung. Die Wurzeln wuchsen nicht nach unten weiter, sondern krümmten sich nach oben. Weiter ist zu bemerken, dass die Wurzeln jedesmal, wenn man sie — durch Überstülpen eines Becherglases über die betreffende Wurzel oder mittels einer Glocke, die über den Topf, der in Wasser steht, gebracht wird — über dem Wasser in einen feuchten Raum wachsen lässt, ihr Wachstum in vertikaler Richtung fortsetzen.

Aus allen angeführten Versuchen, besonders aber aus den Versuchen 3—4 glaube ich schliessen zu können, dass wir es bei unseren Wurzeln mit negativ geotropischen Organen zu tun haben; es ist nicht ausgeschlossen, dass die Wurzeln auch aerotropischer Bewegung fähig sind; sie kommen aber nicht besonders zum Ausdruck, wenn die Wurzeln in ihrer Wachstumsrichtung dem negativen Geotropismus folgen.

Die Aerenchymwurzeln,[1]) die in der freien Natur selten Nebenwurzeln

[1]) In diesem und im folgenden Kapitel gebrauchen wir der Kürze wegen statt negativ-geotropische oder aufrechtwachsende Aerenchymwurzeln einfach Aerenchymwurzeln.

zeigen, sind imstande Nebenwurzeln zu bilden, solche mit oder ohne Aerenchym. Wurde eine Pflanze mit Aerenchymwurzeln in 0,2% Knopsche Nährlösung gebracht, so zeigten sich an dieser nach einigen Wochen in vielen Fällen stark verzweigte Nebenwurzeln; die Spitzen der Aerenchymwurzeln waren alsdann abgestorben. Weiterhin wurde eine Pflanze mit jungen Aerenchymwurzeln völlig unter Wasser gesetzt; die Aerenchymhülle ging unter diesen Umständen allmählich verloren; eine solche entblösste Wurzel wurde in 0,2% Knopsche Nährlösung gebracht; sie verlängerte sich im Verlauf einiger Wochen nicht, bildete aber viel gewöhnliche Nebenwurzeln. Eine ebensolche entblösste Wurzel wuchs auf feuchtem Filtrierpapier unter einer Glocke an der Spitze weiter: die neuen Teile waren von Aerenchym umkleidet. Aerenchymwurzeln, die keine Nebenwurzeln haben, lassen sich leicht zur Bildung von solchen bringen, indem man ihnen einen Teil der Aerenchymhülle, ohne den Zentralzylinder zu verletzen, abnimmt und sie unter gewöhnlichen Bedingungen unter Wasser weiterwachsen lässt; die entstehenden Nebenwurzeln sind in diesem Falle von einer Aerenchymhülle umkleidet.

In der freien Natur treten die aerotropischen oder besser die negativgeotropischen Wurzeln, wie schon Göbel (1893) bemerkt, erst auf, wenn die Pflanze ein gewisses Alter erreicht hat. Zu gleichem Ergebnis führten meine Stecklingskulturen. Stecklinge von Land- und Wasserpflanzen bilden, wenn man sie in Wasser kultiviert, nach mehr oder minder langer Zeit, unabhängig von dem Druck der auf ihnen lastenden Wassersäule, Aerenchymwurzeln, die auf Rhizomen oder an älteren Stengelknoten — nur ganz ausnahmsweise auf jüngeren Teilen — entstehen. Gut beblätterte Pflanzen bilden ihre Aerenchymwurzeln eher als dürftig beblätterte. — Nachdem hieraus zu folgern ist, dass ein gewisses Alter der Pflanzen und Gegenwart von Wasser zur Entstehung von Aerenchymwurzeln notwendig ist, wird nun der Einfluss einiger anderen Faktoren auf die Aerenchymbildung zu prüfen sein.

Die genannten Versuche mit Jus. rep. sind bei intensiver Belichtung ausgeführt worden. Schatten- und Gewächshauskulturen im Sommer, Herbstkulturen im Victoriahaus und Dunkelexemplare zeigten keine aufwärtswachsenden Aerenchymwurzeln; nur die im Lichte angelegten Wurzeln setzten auch bei schwacher Belichtung ihr Wachstum fort. Es lag hiernach die Frage nahe, in wie weit das Licht bei der Entstehung der Aerenchym-

wurzeln als Reiz in Betracht kommt. Ein Topf mit einer gut beblätterten Landpflanze wurde in einen Wasserkübel gebracht, der mit schwarzem Papier so bedeckt war, dass die Blätter und ein Teil der Pflanze herausragten, der untere Teil der Pflanze aber verdunkelt blieb; auch hier bildeten sich nach 6 Tagen gut entwickelte Aerenchymwurzeln;[1]) eine direkte Lichtwirkung liegt also hier nicht vor, das Licht wirkt vielmehr nur indirekt, indem die Bildung der Aerenchymwurzeln anscheinend vom Ernährungszustand der Pflanze abhängig ist. Hierdurch wird die vorhin angeführte Beobachtung — dass gut beblätterte Pflanzen in Wasser bei intensiver Belichtung schon sehr schnell Aerenchymwurzeln bilden — verständlich. Neben der guten Ernährung kommt auch die geförderte Luftversorgung bei stark beblätterten Pflanzen für die Bildung der Aerenchymwurzeln in Betracht. Dass die Luftversorgung der Wurzeln hauptsächlich von den Spaltöffnungen der Blätter ausgeht, wird dadurch wahrscheinlich, das an untergetauchten Pflanzen die Aerenchymwurzeln ihre Aerenchymhülle abstossen; völlig untergetauchte Pflanzen bilden niemals Aerenchymwurzeln. In diesem Falle wird das Ausbleiben ihrer Bildung ebenso sehr auf ungenügende Luftversorgung wie auf herabgesetzte Ernährung[2]) zurückzuführen sein.

Fassen wir alles Obenstehende kurz zusammen, so können wir sagen, dass für die Entstehung der Aerenchymwurzeln bei Jus. rep. folgende Bedingungen in Betracht kommen: Wasser, — vorausgesetzt dass die Pflanze nicht völlig darin untergetaucht ist, verhältnissmässig gute Ernährung und ausreichende Durchlüftung, die letztgenannten beiden Faktoren sind dann erfüllt, wenn die Pflanzen einer intensiven Lichtwirkung ausgesetzt sind, da nur unter diesen Bedingungen Pflanzen ein gut entwickeltes Assimilation- und Durchlüftungsgewebe ausbilden (vergl. oben Kap. II). Die Aerenchymwurzeln yon Jus. salicifolia machen geringere Lichtansprüche als Jus. rep., ich habe bei dieser Pflanze, nachdem sie in Wasser gebracht war, Aerenchymwurzeln im Sommer und im Spätherbst im Gewächshaus entstehen sehen im Winter keine. Es wäre vorstellbar, dass auch bei dieser Pflanze die

[1]) Da auch diese Wurzeln nach oben wuchsen, ist klar, dass ihre Wachstumsrichtung nicht auf einen heliotropischen Reiz zurückzuführen ist.

[2]) Die Blätter der untergetauchten Pflanze zeigten nach der Sachs'schen Jodprobe keine Stärke.

Bildung der Aerenchymwurzeln mit der Entwicklung des Assimilations- und Durchlüftungssystems im Zusammenhang steht, nur genügt bei dieser Pflanze schon eine schwächere Belichtung zu genügender Ausbildung der erforderlichen Gewebsformen.

Es erübrigen sich noch einige Worte über die Entstehung des Stengelaerenchyms. Bei Jus. rep. und calif. habe ich diese Gewebsform nur bei Kulturen vom Warm- und Gartenbassin beobachtet; die Stellen, an welchen sich Aerenchym gebildet hatte, waren völlig untergetaucht; während bei Jus. salic. die submersen Stengelteile in ihrer ganzen Ausdehnung und sogar die untersten in Luft befindlichen Abschnitte sich mit Aerenchym bekleiden (vgl. Göbel 1893), findet sich bei Jus. rep. und calif. das gleiche Gewebe nur stellenweise an den submersen Teilen.

Bei einer intensiven Belichtung geht die Aerenchymbildung bei Jus. salic. besonders intensiv vor sich. Wird das Stengelaerenchym bei dieser Pflanze künstlich abgelöst, so erfolgt regenerative Neubildung des Gewebes,[1]) vorausgesetzt, dass das Meristem erhalten geblieben ist. Völlig untergetauchte Pflanzen sind zur Bildung von Stengelaerenchym nicht befähigt und sind ebensowenig im stande, ihr Aerenchym zu regenerieren.

Wie wir gesehen haben, entsteht Aerenchym bei den obengenannten Jus.-Arten jedesmal, wenn die Pflanzen in Wasser gebracht werden; nur ist die Pflanze nicht ganz untergetaucht zu halten, ein Teil der Pflanze muss mit der äusseren Luft in Berührung bleiben: aber auch in diesem Falle entsteht Aerenchym nicht unter allen Umständen; bei Jus. rep. ist eine nicht geringe Lichtintensität notwendig, während Jus. sal. schon bei schwächerer Belichtung Aerenchym bildet: durch starke Belichtung wird gute Ernährung und intensive Luftversorgung der Pflanze gesichert. Ob der eine oder andere oder beide Punkte für die Aerenchymbildung von besonderer Bedeutung sind, lässt sich nicht mit Sicherheit angeben. Über die Natur des Reizes, der die Pflanzen zur Aerenchymbildung anregt, ist mit dem hier Ermittelten zunächst aber noch nichts gesagt. Nach Schenck ist es wenig wahrscheinlich, dass die blosse Berührung der Epidermis mit dem

[1]) Man vergleiche hierzu die Beobachtungen Tittmans (1897) über Regeneration der Hautgewebe.

Wasser als Reizursache in Betracht kommt, viel eher wäre es zu vermuten, dass der Sauerstoffmangel der inneren Gewebe das Plasma der Phellogenzellen zu Aerenchymerzeugung veranlasst. Dieser Vermutung ist entgegen zu halten, dass beispielsweise die Aerenchymbildung gerade in solchen Fällen unterbleibt, wo der Sauerstoffmangel und die Atemnot am ausgesprochensten sind: die untergetauchten Pflanzen sind nicht nur ausser stande, Aerenchym zu bilden, sondern können es auch nicht regenerieren, falls sie seiner durch künstliche Eingriffe beraubt sind. Andererseits kam ein Fall zur Beobachtung, bei welchem bei offenbar sehr reichlicher Sauerstoffversorgung Aerenchym gebildet wurde. Eine Aerenchymwurzel, die nach Untertauchen der ganzen Pflanze ihren Aerenchymmantel eingebüsst hat, bildete auf feuchtem Filtrierpapier an der Luft an ihrer Spitze Aerenchymgewebe.[1])

Zur Anlage der Aerenchymwurzeln ist die Berührung mit Wasser unerlässlich, die unter Wasser entstandenen Anlagen können sich auch in feuchter Luft zu typischen Aerenchymwurzeln ausbilden.

Wenn Küster (1903) die Entstehung der Lentizellen und Rindenwucherungen ursächlich nicht auf den Sauerstoffmangel zurückführt, da die von ihm studierten Gewebe bei vielen Pflanzen bei ausgesprochener Atemnot ungebildet bleiben, so scheinen seine Bedenken auch für unseren Fall berechtigt zu sein.

Die Übereinstimmung zwischen Küsters hyperhydrischen Geweben an Ribessteckligen etc. und unserem Jussieua Aerenchym beruht hiernach nicht nur auf den von Küster hervorgehobenen gemeinsamen histologischen Eigentümlichkeiten, sondern auch auf ihrem reizphysiologischen Verhalten, das er im Anschluss an Schencks Angaben beurteilt und zur Nachprüfung empfiehlt.

Als eigentliche Ursache der Entstehung des Aerenchyms muss die Berührung mit Wasser angesehen werden; wie im einzelnen die Wirkung des Wassers zu stande kommt, was für Reize hier dabei im Spiele sind, darüber lässt sich einstweilen kein sicheres Urteil abgeben. Nur gut ernährte (Lichtgenuss, Durchlüftung etc.) Exemplare sind hier anscheinend

[1]) Bei allen Versuchen blieben selbstverständlich die Aerenchymwurzeln in Verbindung mit den sie tragenden Stengeln.

im stande, auf den von Wasser ausgehenden Reiz mit Aerenchymbildung zu reagieren.

Über die Funktion des Aerenchyms äussert sich Westermaier (1900), der die Aerenchymwurzeln als Atmungsorgane auffasst und sie Pneumatophoren nennt, wie folgt: „Die untergetauchten, mit einem Aerenchymmantel umhüllten und direkt mit dem Aerenchym ans Wasser grenzenden Pneumatophoren sind hiernach nicht bloss Ein- und Austrittsstelle der Inspirations- und Expirationsluft, sondern sind die Atmungsorgane selbst, indem sie mit ihrer voluminösen schwammigen Hülle dem Wasser Sauerstoff entziehen" (p. 47). Ich kann mich Westermaiers Ansicht nicht völlig anschliessen; die Versuche mit untergetauchten Pflanzen machen es eher wahrscheinlich, dass die Luft der Aerenchymwurzeln doch nur zum geringsten Teil durch diese Organe selbst dem Wasser entnommen wird; sonst wäre nicht einzusehen, warum Aerenchymwurzeln völlig untergetauchter Pflanzen ihre Aerenchymhülle verlieren, eine Erscheinung, die vermutlich eine Folge von Atemnot ist; vielmehr wird den Aerenchymwurzeln ihr Luftgehalt von seiten der Stomata der Sprossteile zugeführt.

Bei Beurteilung der Erscheinung vom teleologischen Standpunkt aus wird es befremdend erscheinen müssen, dass die Pflanze da, wo es für sie am zweckmässigsten wäre, Atmungsorgane zu bilden, d. h. an völlig untergetauchten Exemplaren, kein Aerenchym zu bilden vermag, ja sogar das schon vorhandene wieder verfallen lässt.

Bedenken gegen die teleologische Deutung der Aerenchymgewebe im Sinne Westermaiers hat auch Wieler (1898) bereits geäussert.

V. Zusammenfassung.

Die wichtigsten Ergebnisse der vorstehenden Untersuchung sind folgende:

I. Wirkung der in Betracht kommenden Faktoren auf die äussere Gestaltung der Pflanze.

Lufttrockenheit wirkt hemmend auf die Streckung der Internodien und das Längenwachstum. Licht wirkt hemmend auf das Längenwachstum nur im Vergleich zur Dunkelheit; vergleichen wir die Wirkung verschiedener Lichtintensitäten, so erweist sich helles Licht eher fördernd als hemmend. Bei Jus. rep. haben die Formen, die in Wasser bei intensiver Belichtung erwachsen sind, die längsten Internodien; die kürzesten Internodien treffen wir bei der Pflanze vom Trockenbeet (intensive Beleuchtung, trockene Luft, verhältnissmässig trockener Boden).

Feuchtigkeit wirkt fördernd auf das Längenwachstum des Blattstieles; die längsten Stiele zeigen die Wasserblätter, die kürzesten die Pflanzen vom Trockenbeet.

Die Blattform zeigt ihre Abhängigkeit von der Luftfeuchtigkeit darin, dass das Verhältnis der Breite zur Länge des Blattes mit der Abnahme der Feuchtigkeit zunächst abnimmt, dann aber, wenn der Feuchtigkeitsgehalt ein gewisses Minimum erreicht hat, mit der weiteren Abnahme wieder zunimmt. Die Grösse des Blattes wird ebenfalls von dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft beeinflusst, derart, dass die Blattgrösse bei abnehmender Feuchtigkeit zunächst wächst, dann, jenseits einer gewissen optimalen Grenze im Feuchtigkeitsgehalt, wieder abnimmt. Die Lage des Optimums betreffend des Feuchtigkeitsgehalts der Luft, wechselt mit der Lichtintensität.

Die Haarbildung wird ebenfalls von der Lufttrockenheit beeinflusst. In feuchter Luft haben die Pflanzen keine Haare; Landpflanzen in normaler

Luft und herausragende Teile der Wasserpflanze sind reichlich behaart; bei steigender Trockenheit nimmt die Haarbildung ab.

In trockener Luft entwickelten die Blätter einen schwach gezähnten Rand.

II. Anatomische Struktur.

Licht wirkt fördernd auf die Ausbildung der Spaltöffnungen. Mit dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft wechselt die Ausbildung der Stomata derart, dass unter- und oberhalb eines optimalen Feuchtigkeitsgehaltes die Zahl der Spaltöffnungen reduziert erscheint. Über die Art unserer Zählung vergleiche man das oben gesagte. Die Lage des Optimalpunktes wechselt auch hier mit der Lichtintensität.

Das Untertauchen wirkt hemmend auf die Ausbildung der Spaltöffnungen, besonders auf der Unterseite des Blattes.

Die Grösse der Epidermiszellen wird von der Luftfeuchtigkeit und Belichtung in gleichem Sinne beeinflusst wie die Ausbildung der Stomata.

Die Undulierung der Epidermiswände an Blättern ist bei einem gewissen Feuchtigkeitsgehalte der Luft am geringsten, mit der Zu- oder Abnahme der Luftfeuchtigkeit von diesem Punkte ab, nimmt die Wellung der Epidermiswände zu.

Licht und Lufttrockenheit wirken fördernd auf die Ausbildung des Palissadenparenchyms; bei Wasserblättern und Trockenblättern, die an direktem Sonnenlicht sich entwickelt haben, ist die Dicke des Blattes erheblich grösser als bei den Schattenblättern.

Das Untertauchen wirkt hemmend auf die Ausbildung des Palissadenparenchyms, so dass das Mesophyl nahezu homogen wird.

Stark transpirierende Blätter zeigen Cuticularfältelungen.

Die Stengel der Trockenpflanzen zeigen eine stärkere Holzbildung und sind reichlicher mit Gefässen ausgestattet, als die Wasserpflanzen. Die Ausbildung der Intercellularräume nimmt bei steigender Lufttrockenheit ab; Wasserpflanzen besitzen die bestentwickelten Intercellularräume.

Bei intensiver Belichtung und in trockener Luft erwachsene Pflanzen bilden am meisten Gerbstoff.